



**Naturalis**

Repositorio Institucional  
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



# **El neurocráneo de los dinosaurios Theropoda de la Argentina : Osteología y sus implicancias filogenéticas**

**Paulina Carabajal, Ariana**

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Brandoni de Gasparini, Zulma Nélida

Co-dirección: Currie, Philip J.

Facultad de Ciencias Naturales y Museo  
2008

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20120126000947>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons  
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



**Naturalis**

Repositorio Institucional  
FCNyM - UNLP



**UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA**  
**FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO**

**Tesis presentada en la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, para optar por el título de Doctor en Ciencias Naturales**

# **El neurocráneo de los dinosaurios Theropoda de la Argentina. Osteología y sus implicancias filogenéticas**

**por**

**Ariana Paulina Carabajal**

Museo Municipal “Carmen Funes” Av. Córdoba 55 (8318) Plaza Huincul, Neuquén.

**Director**

**Dra. Zulma Brandoni de Gasparini**

Museo de Ciencias Naturales de La Plata. Paseo del Bosque s/n (1900).  
La Plata, Buenos Aires, Argentina.

**Co-Director**

**Philip J. Currie PhD.**

University of Alberta, Biological Sciences Building CW405,  
Edmonton, Alberta T6G 2E9, Canadá.

**La Plata, 2008**



*“No olvidemos que todo tiene una infancia, que en el hombre la curiosidad infantil no ha desaparecido, sino que está dormida, y que esta despierta cuando ante su vista se presenta algo que no conoce o no sospecha. (...) y así, un fragmento de hueso o una piedra informe le revela fenómenos no soñados, que alimentan la fantasía humana, madre de todos los conocimientos”.*

**Francisco P. Moreno, 1890**

(en *Un héroe civil*, por H.F. Fasano, Fundación Museo de La Plata “Francisco Pascasio Moreno”, 2002)

A mi familia: Alber, Male, Glo, Dani, Ailin y Luci, por compartir mi pasión por huesos...

# INDICE

## PRIMERA PARTE

<b>Agradecimientos</b> .....	i
<b>Resumen</b> .....	iv
<b>Abstract</b> .....	vii
<b>1. INTRODUCCION</b> .....	1
<b>1.1. Antecedentes</b> .....	7
1.1.1. En el mundo.....	7
1.1.2. En Argentina.....	9
<b>1.2. Objetivos</b> .....	11
<b>2. MATERIAL Y MÉTODOS</b> .....	13
<b>2.1. Materiales estudiados</b> .....	13
<b>2.2. Abreviaturas</b>	
Institucionales.....	18
Anatómicas.....	19
<b>2.3. Métodos</b> .....	22
a. Preparación de material.....	22
b. Medidas .....	22
c. Ilustración y fotografiado del material .....	26
d. Tomografías .....	27
e. Análisis filogenético.....	27
f. Nomenclatura utilizada.....	28
Ilustraciones de material complementario.....	31
Tabla de medidas.....	43
<b>3. EL NEUROCRANEO DE LOS THEROPODA REGISTRADOS EN LA ARGENTINA</b> .....	44
<b>3.1. Metodología descriptiva: Introducción al estudio del neurocráneo</b> .....	44
3.1.1. Delimitación semántica.....	44
3.1.2. El neurocráneo de los Theropoda. Conceptos generales.....	46
3.1.2.1. Región occipital.....	48
3.1.2.2. Región eseno-parietal-ótica.....	54
3.1.2.3. Región fronto-orbitaria.....	60
3.1.2.4. Región naso-etmoidal.....	64
3.1.2.4. Huesos neumáticos.....	66
3.1.2.5. Endocráneo.....	66
<b>3.2. El neurocráneo de los Theropoda de la Argentina. Descripciones</b> .....	71

3.2.1. <i>Herrerasaurus ischigualastensis</i> .....	72
3.2.2. <i>Zupaysaurus rougieri</i> .....	87
3.2.3. <i>Piatnitzkysaurus floresi</i> .....	93
3.2.4. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411.....	114
3.2.5. <i>Giganotosaurus carolinii</i> .....	167
3.2.6. <i>Carnotaurus sastrei</i> .....	194
3.2.7. <i>Abelisaurus comahuensis</i> .....	223
3.2.8. <i>Aucasaurus garridoi</i> .....	249

## SEGUNDA PARTE

<b>4. FILOGENIA</b> .....	271
<b>4.1. Introducción</b> .....	271
<b>4.2. Antecedentes</b> .....	272
<b>4.3. Material y métodos</b> .....	283
4.3.1. Taxones y fuentes de información.....	283
4.3.2. Definición y distribución de los caracteres utilizados en el análisis filogenético .....	285
<b>4.4. Análisis filogenético</b> .....	348
4.4.1. Matriz.....	349
4.4.2. Búsqueda del árbol más parsimonioso.....	352
4.4.3. Descripción del árbol (consenso estricto).....	356
4.4.4. Discusión de los resultados y conclusiones.....	366
4.4.4.1. Consenso estricto.....	366
4.4.4.2. Análisis de los caracteres neurocraneanos.....	371
Matriz sin caracteres del techo craneano.....	371
Matriz solo de datos del techo craneano.....	373
Matriz solo de datos basicraneanos.....	375
4.4.4.3. Relaciones filogenéticas de los terópodos argentinos .....	377
<i>Herrerasaurus</i> .....	378
<i>Zupaysaurus</i> .....	379
<i>Piatnitzkysaurus</i> .....	380
Celurosaurio indet. MCF-PVPH 411.....	382
<i>Giganotosaurus</i> .....	384
Abelisauridae .....	384
4.4.4.4. Caracteres neurocraneanos vs. postcraneanos.....	385
4.4.5 Comentarios sobre la distribución de caracteres neurocraneanos.....	397
Matriz de caracteres neurocraneanos.....	405

<b>5. DISCUSION, SÍNTESIS Y RESULTADOS</b>	409
<b>5.1. Análisis comparado de caracteres neurocraneanos: Variabilidad en el</b>	
neurocráneo de los Theropoda.....	409
5.1.1. Caracterización del neurocráneo de los Theropoda.....	409
5.1.2. Variaciones en el neurocráneo de los Theropoda.....	415
5.1.2.1. Variación en la composición y forma del cóndilo occipital .....	416
5.1.2.2. Relación de tamaño entre el foramen magno y el cóndilo occipital...	417
5.1.2.3. Participación del frontal en el margen dorsal de la órbita.....	420
5.1.2.4. Tamaño de la fosa y fenestra supratemporal y su relación con el	
tamaño corporal y la alimentación .....	423
5.1.2.4.1. Fosa supratemporal y forma del techo craneano.....	425
5.1.2.5. Desarrollo y orientación de la cresta nuchal.....	427
5.1.2.6. Desarrollo y orientación del proceso paraoccipital.....	428
5.1.2.7. Desarrollo de la cresta preótica ( <i>preotic pendant</i> ).....	431
5.1.2.8. Patrón de osificación y disposición de elementos	
etmoidales.....	432
5.1.2.8.1 Septo interorbitario osificado.....	434
5.1.2.9. <i>Crista tuberalis</i> vs rama ventral del opistótico: comparación	
con Sauropoda y variación en Theropoda.....	435
5.1.2.10. Neumaticidad del neurocráneo. Desarrollo de recesos	
neumáticos.....	439
5.1.2.10.1. Observación del receso basiesfenoidal en vista posterior.....	446
5.1.2.11. Desarrollo y orientación del proceso basipterigoideo.....	449
5.1.2.12. Disposición y cantidad de forámenes craneanos.....	450
5.1.2.12.1. Foramen metótico (forámenes craneanos IX-XI).....	454
5.1.2.13. Desarrollo del receso flocular.....	459
5.1.3. Conclusiones .....	461
5.1.3.1. Caracterización del neurocráneo de los Theropoda de la Argentina.	465
<b>5.2. Síntesis.....</b>	471
<b>5.3. Resultados.....</b>	475
 <b>7. CONCLUSIONES.....</b>	483
<b>8. BIBLIOGRAFIA.....</b>	489
<b>GLOSARIO.....</b>	511
<b>Tabla de sinónimos.....</b>	528
<b>Índice de tablas y figuras .....</b>	534

## AGRADECIMIENTOS

Mi más profundo agradecimiento es para mis directores Zulma Gasparini y Philip Currie, y para mi supervisor en el Museo “Carmen Funes” Rodolfo Coria, quienes no solo fueron mis mentores, sino también personas con las que he formado estrechos lazos de respeto y amistad. Zulma supervisó mi formación desde el ingreso en la facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, y de su mano di mis primeros pasos en el mundo de la paleontología. Por las larguísimas horas dedicadas a la corrección de este manuscrito -cuyas primeras versiones estaban lejos de ser presentables- y por las innumerables charlas alentadoras (tantas veces poco académicas) que tuvimos a lo largo de los años: todo mi cariño y admiración para una investigadora y una mujer que es un ejemplo a seguir para mí. Phil es un investigador excepcional, cuyo profundo conocimiento de la anatomía del cráneo y la filogenia de los terópodos me permitió enriquecer muchísimo este manuscrito. Su paciencia y humildad hicieron de todas nuestras charlas gratos momentos de aprendizaje para mí. Junto con su esposa Eva, fueron mis “padres canadienses” abriéndome las puertas de su hogar en repetidas ocasiones. Rodolfo me brindó la oportunidad de realizarme profesionalmente en el Museo “Carmen Funes” de la Ciudad de Plaza Huinul, Neuquén, y supervisó mi formación a lo largo de 6 años. Él leyó desinteresadamente este manuscrito, y tuvimos numerosas charlas que mejoraron el contenido de esta presentación. Este proyecto salió de su cabeza y le agradezco haber confiado en mi potencial para llevarlo a cabo.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, por la Beca de postgrado Tipo I que me permitió realizar esta Tesis. A la Municipalidad de Plaza Huinul, y a las autoridades presentes y pasadas del Museo Municipal “Carmen Funes” (Liliana Rikemberg y Rodolfo Coria respectivamente), por brindarme el lugar de trabajo donde fueron llevados a cabo estos estudios.

A los encargados de las colecciones que gentilmente me permitieron acceder a los materiales bajo su cuidado: Rodolfo Coria y Alberto Garrido (Museo “Carmen Funes”, Neuquén), Carlos Muñoz (Museo de Cipolleti, Río Negro), Rubén Carolini y Juan Canale (Laboratorio del Museo “Ernesto Bachmann”, Villa de El Chocón,

Neuquén), Jorge Calvo y Juan Porfiri (Centro Paleontológico Lago Barreales, Universidad Nacional del Comahue, Neuquén), Leonardo Filippi (Museo de Rincón de los Sauces, Neuquén); José Bonaparte y Alejandro Kramarz (Museo Argentino “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires), Jaime Powell (Museo de Ciencias Naturales “Miguel Lillo”, Tucumán), Oscar Alcober y Ricardo Martínez (Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de San Juan), David Gardner y Philip Currie (*Royal Tyrrell Museum*, Drumheller, y Museo de la Universidad de Alberta, Edmonton, Canadá) y Luis Chiappe (*Los Angeles County Museum of Natural History*, Estados Unidos). R. Coria, J. Canale, P. Currie y L. Chiappe autorizaron la preparación de material neurocraneano bajo su cuidado, lo que me permitió contar con invaluable información, principalmente sobre la anatomía endocraneana de los terópodos.

A los investigadores que dedicaron su tiempo a mis reiteradas consultas: La Dra. Marta Fernández, del Museo de La Plata, que con paciencia y amabilidad contestó mis obvios cuestionamientos sobre taxonomía y análisis filogenéticos a lo largo de distintas etapas de la Tesis. El Dr. Diego Pol, del Museo “Egidio Feruglio”, por su paciencia y tiempo dedicados a lectura del Capítulo de Filogenia, que fue enormemente mejorado con sus comentarios, así como también por su asistencia en el manejo del T.N.T y técnicas filogenéticas. El geólogo Alberto Garrido, consultado sobre la estratigrafía de la cuenca neuquina y procedencia de material. Las charlas sobre forámenes vasculonerviosos en cocodrilos y aves actuales, realizadas en los pasillos del Museo de La Plata con las Dras. Paula Bona y Carolina Acosta, resolvieron muchas dudas en ese aspecto. A los investigadores que me proveyeron de bibliografía específica o relacionada al tema, en ocasiones compartiendo información inédita: M. Fernández, Z. Gasparini y P. Bona (Museo de La Plata), Fernando Novas (Museo “Bernardino Rivadavia”), Andrea Arcucci (Universidad de San Luis), Ricardo Martínez (Museo de la Universidad de San Juan), R. Coria (Museo “Carmen Funes”), Leonardo Salgado (Universidad del Comahue), L. Chiappe (Museo de Historia Natural de Los Angeles, California), Lowell Dingus (Museo de Historia Natural de Nueva York), P. Currie (Universidad de Alberta, Canadá), Francois Therrien (Museo Tyrrell, Canadá), Eric Snively (Universidad de Calgary, Canadá), Jesús Marugán (Universidad Autónoma de Madrid). Tetsuto Miyashita, de la Universidad de Alberta, consiguió cada uno de los muchísimos papers que le pedí,

creando pdfs de los más antiguos para luego enviármelos por e-mail en tiempos récord.

A los técnicos del Museo Carmen Funes Daniel Hernández y Adrián Garrido, que me enseñaron técnicas de preparación de fósiles y moldeado en látex.

Durante el desarrollo de esta Tesis, se realizaron tomografías, viajes de capacitación al exterior, participación en reuniones científicas, cursos de postgrado y visitas a colecciones, para los cuales se utilizó financiación proveniente de: **CONICET**, Beca de postgrado tipo I; **Fondo para Investigación del Museo Municipal Carmen Funes**; *Jurassic Foundation* (Estados Unidos); *Cooperative Society of Royall Tyrrell Museum of Palaeontology* (Canadá, a P. Currie); *Dinosaur Foundation* (Canadá, a P. Currie) y subsidios de la **Fundación Antorchas** (a R. Coria), **National Geographic Society** (a R. Coria), y **CONICET** (PIP 6455) (a L. Salgado). La tomografía computada del ejemplar MCF-PVPH 411 fue realizada en el Hospital *Foothills*, de la ciudad de Calgary, Canadá.

A los queridos amigos de Bariloche, La Plata y Plaza Huincul por el constante apoyo moral: Hilda, Susi, Flavio, Caro, Lucía, Silvia, Cecilia, Ana, Nora y Fede, Pablo, Paula, Romina, Soledad, Daniel y especialmente a Caly, Pato y Silvia (la contralto), que me evitaron la anemia alimentándome durante los últimos meses. A todos mis compañeros del Museo Carmen Funes y del Coro Amulén, por su constante apoyo. A Yana, del Museo de La Plata, por su desinteresada ayuda en tantas ocasiones. A Rosa por su cariño. A mi familia, que siempre está conmigo a pesar de la distancia. A Carolina Príncipe, que realizó el diseño de la tapa.

Finalmente, mi agradecimiento para los jurados de esta Tesis,

# **El neurocráneo de los dinosaurios Theropoda de la Argentina. Osteología y sus implicancias filogenéticas.**

## **RESUMEN**

Los Theropoda son un clado de Dinosauria (Saurischia) de amplia distribución temporal y geográfica desde el Triásico hasta el presente. La diversidad taxonómica y la historia evolutiva de los terópodos no avianos presenta hoy en día muchos interrogantes y las relaciones filogenéticas entre los integrantes del clado se encuentran lejos de estar resueltas. En los estudios sobre terópodos no avianos, registrados tanto de la Argentina como de otras partes del mundo, la mayor parte del conocimiento está sustentado en el análisis del sector rostral, mandibular y principalmente del proscráneo. El estudio del neurocráneo ha sido con frecuencia soslayado y esta situación se refleja en la comparativamente escasa información utilizada tanto en la determinación de taxones como en los análisis filogenéticos. El neurocráneo es una compleja estructura atravesada por nervios, vasos sanguíneos y divertículos neumáticos, que comprende todos los **elementos óseos que rodean y protegen el encéfalo y órganos de los sentidos, independientemente de su origen embrionario**. En términos morfofuncionales, en este sector del cráneo se ve reflejada la interacción de numerosos sistemas vitales como son el muscular, nervioso, y respiratorio, que tienen roles específicos en un espacio óseo limitado al que moldean. En años recientes, el uso de la tomografía computada como herramienta en el estudio de los fósiles, ha permitido incrementar significativamente el conocimiento de esta parte del cráneo de los terópodos posibilitando el estudio de los sectores inaccesibles y de estructuras internas tales como el oído interno, el sistema neumático, la morfología de la cavidad endocraneana incluso en cráneos articulados.

La Argentina es, en el marco de América del Sur, el territorio con mayor número de terópodos registrados. Sin embargo, el registro de esqueletos de terópodos con el neurocráneo o parte del neurocráneo preservado no es muy amplio, y la mayoría de los neurocráneos fueron estudiados solo en forma preliminar debido a limitaciones en la preservación del material. Hasta el momento, solo los neurocráneos del carcharodontosáurido *Giganotosaurus carolinii* Coria y Salgado 1995 y del tetanuro basal *Piatnitzkysaurus floresi* Bonaparte 1979 han sido descritos en forma detallada. Los neurocráneos asignados a los terópodos basales *Herrerasaurus ischigualastensis* Reig, 1969 (PVSJ 407) y *Zupaysaurus rougieri* Arcucci y Coria, 2003 (PULR 076), y a los abelisáuridos *Abelisaurus comahuensis* Bonaparte y Novas, 1985 (MPCA 11.098), y



*Carnotaurus sastrei* Bonaparte, 1985 (MACN-CH 894), han sido mencionados o parcialmente ilustrados como parte de estudios más inclusivos. El neurocráneo de *Aucasaurus garridoi* Coria, Chiappe y Dingus, 2002 (MCF-PVPH 236) se describe por primera vez en esta Tesis, como así también el neurocráneo completo y exquisitamente preservado de un celurosaurio indet. (MCF-PVPH 411) cuya descripción es el eje central de la misma. Si bien se trata de una muestra estadísticamente poco significativa, estos taxones son, sin embargo, representativos de distintos clados a lo largo del Mesozoico, y por ello esenciales para encarar el estudio del neurocráneo de los terópodos registrados en la Argentina y su aporte a la resolución de las debatidas relaciones filogenéticas.

El presente estudio tiene como objetivo principal contribuir al conocimiento de los terópodos argentinos mediante la descripción anatómica en detalle de la osteología neurocraneana de los ejemplares disponibles, como así también determinar la incidencia de los caracteres neurocraneanos en la resolución de las relaciones filogenéticas de los Theropoda. En otras palabras, determinar la congruencia de los caracteres neurocraneanos con los caracteres postcraneanos y craneanos utilizados previamente en los análisis filogenéticos. Para abordar el estudio morfológico del neurocráneo de los terópodos se estudiaron con fines comparativos neurocráneos de algunos terópodos registrados en el hemisferio norte, como también neurocráneos de dinosaurios saurópodos y ornitisquios. También fue preparada la cavidad endocraneana de *Aucasaurus garridoi*, el celurosaurio indet. (MCF-PVPH 411), *Giganotosaurus carolinii*, *Sinraptor dongi*, *Daspletosaurus* sp. y *Tyrannosaurus rex*. Asimismo, se realizó una tomografía computada del ejemplar MCF-PVPH 411 y se utilizaron tomografías realizadas previamente del material referido a *Giganotosaurus*, *Abelisaurus*, *Sinraptor dongi*, *Albertosaurus* sp., *Carcharodontosaurus saharicus*, *Troodon*, *Acrocanthosaurus*. La información obtenida a partir del estudio de los mencionados taxones fue vital para el reconocimiento de estructuras homólogas, además de ampliar el panorama acerca de la diversidad craneana presente en las diferentes formas de dinosaurios. Para facilitar la lectura y la comprensión del texto, se realizó un GLOSARIO de estructuras neurocraneanas y una TABLA DE SINÓNIMOS con sus correspondientes referencias.

El neurocráneo de los Theropoda presenta numerosos caracteres compartidos con los prosaurópodos, que representan estados plesiomórficos ausentes en los saurópodos, los cuales presentan los neurocráneos más derivados dentro de Saurischia. Entre el neurocráneo de Theropoda y Sauropoda fueron indentificadas 25 diferencias diagnósticas. El neurocráneo de los Theropoda es en la mayoría de los casos, un neurocráneo axialmente desarrollado, mientras que el desarrollo dorsoventral (o altura) del neurocráneo tiende a variar en

correlación con el grado de desarrollo dorsoventral del basicráneo. Esta morfología básica del neurocráneo, difiere significativamente de la observada en los saurópodos, que presentan en contraste un neurocráneo más desarrollado transversalmente que axialmente. Asimismo, la variabilidad observada en el neurocráneo de los terópodos también es alta, si bien numerosos caracteres son aparentemente dependientes del tamaño del animal. Entre los terópodos registrados en la Argentina, el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 presenta características neurocraneanas, sobre todo en el techo craneano, que no están presentes en ningún otro tetanuro.

Para determinar la incidencia de los caracteres neurocraneanos en la resolución de las relaciones filogenéticas de los terópodos se realizó un análisis filogenético utilizando 113 caracteres neurocraneanos, de los cuales 57 fueron propuestos en esta Tesis y otros 37 caracteres fueron modificados para poder ser utilizados en el contexto de este estudio. La finalidad de este estudio fue evaluar la incidencia de los caracteres neurocraneanos, dentro de un contexto evolutivo del grupo, comparando los resultados obtenidos con hipótesis establecidas previamente en base a caracteres postcraneanos y craneanos. Los caracteres neurocraneanos soportan la monofilia de Theropoda y de los clados Neotheropoda, Abelisauridae y Tyrannosauridae, así como también la inclusión de *Herrerasaurus* dentro Theropoda. La inclusión de caracteres neurocraneanos en matrices previas dio como resultado la obtención de árboles cuya topología no fue modificada significativamente, lo que implica que los caracteres neurocraneanos producen árboles que son congruentes con los árboles obtenidos con el resto de los caracteres craneanos y postcraneanos. El análisis filogenético arrojó además que la distribución de los caracteres neurocraneanos muestra un alto grado de homoplasia, que no concuerda con el bajo nivel de homoplasia esperado bajo el supuesto de que el neurocráneo es la parte más conservativa del cráneo.

Estos resultados, sin embargo, no deben ser considerados como definitivos, ya que hay que tener en cuenta el alto porcentaje de entradas faltantes en la matriz para los caracteres neurocraneanos de la mayoría de los terópodos analizados, cuando no su total ausencia (e.g. en una matriz de 56 taxones solo 18 poseen datos neurocraneanos). Futuras descripciones y hallazgos de material neurocraneano de terópodos, permitirán realizar mayores aproximaciones a la comprensión de la evolución de esta parte del cráneo.

# **The braincase of Argentinean theropod dinosaurs. Osteology and phylogenetic implications.**

## **ABSTRACT**

Non avian theropods are a clade of Dinosauria (Saurischia) with wide temporal and geographic distribution during Mesozoic times. The taxonomic diversity and evolutionary history of theropods present many questions, and the phylogenetic relationships of members of the clade are far from being resolved. In theropod studies, from Argentina and the rest of the world, virtually all of our knowledge used for phylogenetic analysis is based on the rostral and mandibular sections of the skull, and on the postcranium. Braincase studies have usually been avoided, which is why comparatively little braincase information is used in taxonomic diagnoses and phylogenetic analyses. The ossified braincase is a complex structure pierced by nerves, blood vessels and pneumatic diverticula. It includes all of the bony elements that enclose and protect the brain and sense organs, independent of its embryonic origins. In morphofunctional terms, this part of the skull reflects the interaction of vital systems (muscular, nervous, and respiratory) that have specific rolls in a limited bony space. In recent years, the use of Computerized Tomography (CT) Scans has allowed palaeontologists to significantly increase the knowledge of this part of the theropod skull. This powerful tool in the study of fossils has made it possible to study parts of articulated skulls that are inaccessible without destructive preparation, including internal structures such as the inner ear, the pneumatic system, and the endocranial cavity.

Argentina is, within the framework of South America, the territory with the greatest number of known theropods. Nevertheless, the number of known skeletons of theropods with braincases or even partial braincases preserved is inadequate. Of the braincases known, most have been studied only in a superficial way due to limitations in the preservation of the material. Until now, only the braincases of the carcharodontosaurid *Giganotosaurus carolinii*, Coria and Salgado 1995 and the basal tetanuran *Piatnitzkysaurus floresii*, Bonaparte 1979 have been described in detail. The braincases assigned to the basal theropods *Herrerasaurus ischigualastensis* Reig, 1969 (PVSJ 407) and *Zupaysaurus rougieri* Arcucci and Coria, 2003 (PULR 076), and to the abelisaurids *Abelisaurus comahuensis* Bonaparte and Novas, 1985 (MPCA 11.098), and *Carnotaurus sastrei* Bonaparte, 1985 (MACN-CH 894), have been superficially described and/or partially illustrated within the context of more inclusive studies. The braincase of *Aucasaurus garridoi* Coria, Chiappe and Dingus, 2002

(MCF-PVPH 236) is described here for the first time, as is the complete and exquisitely preserved braincase of an indeterminate coelurosaur (MCF-PVPH 411), the description of which forms the main body of this thesis. Although the statistical significance of such a small sample of theropod braincases is poor, these taxa are nevertheless representative of different clades throughout Mesozoic. For this reason, the study of theropod braincases from Argentina contributes to the resolution of hotly debated theropod phylogenetic relationships, and is significant internationally.

The primary objective of the present study is to contribute to the knowledge of Argentinean theropods through detailed anatomical descriptions of braincase osteology of all available specimens. This is also used to determine the importance of braincase characters in the resolution of theropod phylogenetic relationships. In turn, this leads to the determination of the congruence of braincase characters with cranial and postcranial characters used previously in phylogenetic analyses. In order to fully understand the morphology of Argentinean theropod braincases, some braincases of theropods collected in the Northern Hemisphere were studied for comparison, as were some sauropod and ornithischian dinosaur braincases. Endocranial cavities were further prepared during this research for *Aucasaurus garridoi*, the indeterminate coelurosaur (MCF-PVPH 411), *Daspletosaurus* sp., *Giganotosaurus carolinii*, *Sinraptor dongi*, and *Tyrannosaurus rex*. Computerized tomographic studies of the specimen MCF-PVPH 411, and examination of CT data previously collected for *Abelisaurus*, *Acrocanthosaurus*, *Albertosaurus*, *Carcharodontosaurus*, *Giganotosaurus*, *Sinraptor*, and *Troodon* greatly enhanced this research. The data obtained from the study of the mentioned taxa was vital for the recognition of homologous structures, besides extending the panorama of cranial diversity present in different forms of dinosaurs. In order to help the reader to understand the text, a GLOSSARY of braincase structures and a TABLE OF SYNONYMIES (with corresponding references) were prepared.

The theropod braincase displays a number of characters shared with prosauropods that represent plesiomorphic states not found in sauropods, which in many ways have more derived braincases within the Saurischia. Between theropod and sauropod braincases, 25 diagnostic differences were identified. Theropod braincases are mostly axially developed, whereas the dorsoventral height tends to vary in correlation with the degree of dorsoventral development of the basicranium. This basic morphology of the braincase differs significantly from the observed morphology in sauropod braincases, which develop more transversely than axially. Also, the variability observed in theropod braincases is high, although many characters are apparently dependent on the body size. Amongst the

theropod braincases known in Argentina, the indeterminate coelurosaur (MCF-PVPH 411) displays braincase characteristics, mainly in the cranial roof, that are not present in other tetanurans.

In order to determine how braincase characters influence the resolution of the phylogenetic relationships of theropods, a phylogenetic analysis was done using 113 braincase characters. Fifty-seven of the 113 characters are proposed in this thesis, and another 37 characters were modified (and the rest taken) from previous analyses. The purpose of this study was to evaluate the incidence of braincase characters in theropod phylogeny, within the evolutionary context of the group, and to compare the results obtained with hypotheses established previously on the basis of cranial and postcranial characters. Braincase characters support the monophyly of the clades Theropoda, Neotheropoda, Abelisauridae and Tyrannosauridae, and the resulting trees include *Herrerasaurus* within the Theropoda. The inclusion of braincase characters in previous matrices results in trees whose topology is not modified significantly. This implies that braincase characters produce trees that are congruent with trees obtained with the rest of the cranial and postcranial characters. The phylogenetic analysis shows that braincase characters have a high degree of homoplasy. This does not agree with the low level of homoplasy that would be expected if the braincase is the most conservative part of the skull, as has sometimes been stated. These results, nevertheless, should not be considered as definitive, because the matrix for braincase characters lacks a high percentage of data in most of the theropods analyzed. For example, in a matrix of 56 taxa, only 18 have braincase data. Future discoveries of and research on theropod braincases will lead to major advances in the understanding of the evolution of this part of the skull.

## 1. INTRODUCCION

Los dinosaurios extintos, constituyen un grupo de reptiles que han acaparado la atención tanto de especialistas como del público en general a lo largo de los 165 años de historia del conocimiento de este grupo. Richard Owen marcó un hito en esta historia al crear en 1842 el término *dinosaurio* para reconocer a estos animales y diferenciarlos de otros reptiles terrestres (Padian, 1997). En términos filogenéticos, el clado Dinosauria es considerado en la actualidad un grupo monofilético que se define como “*Triceratops*, Neornithes, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes” (Bakker y Galton, 1974; Benton, 2004, Pisani *et al*, 2002). Durante los últimos 25 años, la aplicación de métodos cladísticos y el uso de programas de computación para establecer filogenias, han confirmado y afianzado este concepto (Gauthier, 1986; Padian, 1997; Benton, 2004) (Fig. 1.1).

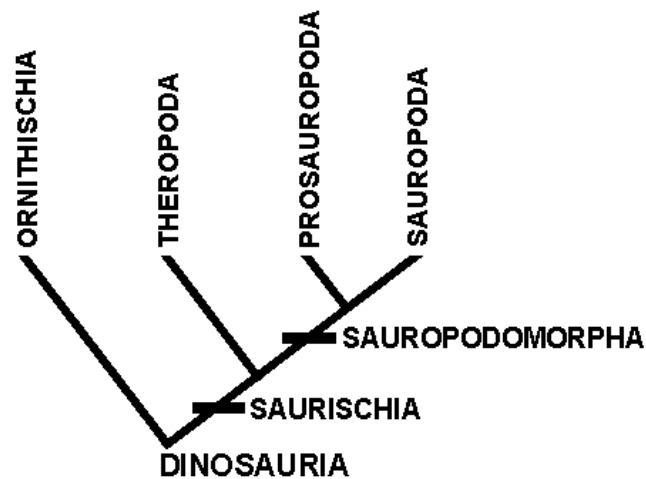


Fig. 1.1. Cladograma simplificado de Dinosauria (Modificado de Benton, 2004).

Entre los dinosaurios saurisquios, los terópodos (comúnmente llamados dinosaurios carnívoros aunque no todos ellos responden a esta característica trófica) constituyen a su vez un grupo cuya monofilia está soportada por numerosos caracteres (Currie, 1995b; Gauthier, 1986; Rauhut, 2003, entre otros). El nombre del

clado Theropoda fue propuesto por Marsh en 1881 para el grupo que incluía a todos los dinosaurios carnívoros reconocidos en ese momento (Currie, 1997c), y fue definido por Gauthier (1986) como el grupo que comprende a las “aves y todos los saurisquios más cercanos a las aves que a los sauropodomorfos”. Dicho autor mencionó cinco sinapomorfias craneanas para los Theropoda (superposición del dentario sobre el postdentario reducida y sínfisis mandibular reducida; lagrimal ampliamente expuesto en el techo craneano; presencia de fenestra maxilar; vómeres fusionados anteriormente; ectopterigoides expandido con fosa ventral) pero ninguna corresponde a caracteres neurocraneanos.

Con posterioridad a la trascendental contribución de J. Gauthier (1986) *Saurischian monophyly and the origin of birds*, una gran cantidad de hipótesis filogenéticas sobre las relaciones internas de los Theropoda fueron propuestas (Bakker *et al.*, 1988; Carrano *et al.*, 2002; Currie y Carpenter, 2000; Forster *et al.*, 1998; Harris, 1998; Holtz, 1994, 1995, 1996, 1998, 2001a,b; Holtz y Padian, 1995; Holtz *et al.*, 2004; Maryanska *et al.*, 2002; Makovicky y Sues, 1998, Molnar *et al.*, 1990; Norell *et al.*, 2001; Novas, 1992, 1996; Padian, 2004; Pérez-Moreno *et al.*, 1993, 1994; Rauhut, 2003; Russell y Dong, 1993; Sereno, 1997, 1998, 1999; Sereno *et al.*, 1994, 1996, 1998; Smith *et al.*, 2007a, 2008; Wilson *et al.*, 2003). Sin embargo, no existe un consenso generalizado entre los investigadores respecto a la estructura filogenética de todos los Theropoda en su conjunto. Esto se debe en parte también al aumento, en los últimos años, de una gran cantidad de nueva información morfológica y taxonómica, la cual se ve reflejada en la filogenia del grupo, que está continuamente sujeta a cambios. Si bien algunos linajes dentro de los terópodos aparecen sistemáticamente sólidos y consistentes (e.g. Tyrannosauroidae (Holtz, 1994, 2001b, 2004), Ornithomimosauria (Makovicky *et al.*, 2004), Oviraptorosauria (Barsbold, 1997; Osmólska *et al.*, 2004) y Troodontidae (Makovicky y Norell, 2004) para el hemisferio norte, y Abelisauridae (Novas, 1997a; Sereno *et al.*, 2004; Coria *et al.*, 2002) y Carcharodontosauridae (Sereno *et al.*, 1996; Coria y Currie, 2002a, 2006; Coria y Salgado, 1995; Novas *et al.*, 2005) para los continentes del hemisferio sur), la variabilidad taxonómica que presenta el grupo es muy alta, y la historia evolutiva de los terópodos en su conjunto presenta hoy en día muchos interrogantes. Por el momento, y pese a la creciente producción científica, las relaciones

filogenéticas dentro de los terópodos se encuentran lejos de estar resueltas. A los fines de esta Introducción, la propuesta de Benton (2004) es la utilizada en forma simplificada para mostrar un consenso del conocimiento actual de las relaciones filogenéticas de los terópodos (Fig. 1.2).

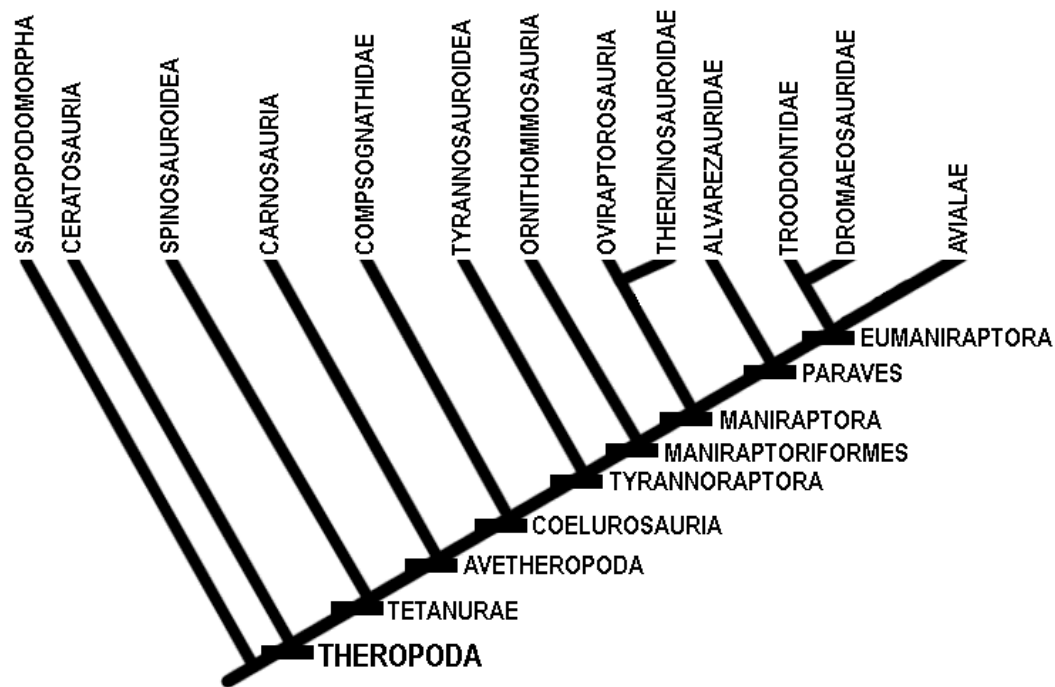


Fig. 1.2. Cladograma simplificado de Theropoda (modificado de Benton, 2004).

Tanto en la Argentina como en otras partes del mundo, se han llevado a cabo importantes estudios anatómicos, taxonómicos y filogenéticos de dinosaurios terópodos, que incluyen o consideran restos craneanos y/o postcraneanos según la disponibilidad de material. Algunos de esos análisis filogenéticos, han estado restringidos a determinados linajes dentro de Theropoda, en los que solo se utilizaron caracteres craneanos (Coria y Currie, 2002a; Currie *et al*, 2003). Sin embargo, la mayor parte de la información craneana utilizada en dichas contribuciones proviene del sector rostral y mandibular del cráneo, soslayando el sector comprendido entre las órbitas y la articulación atlantal. Este sector del



cráneo, que ha sido escasamente estudiado y por lo tanto es el menos comprendido, corresponde al neurocráneo (en inglés *braincase*), al que se entiende como el *conjunto de elementos óseos que rodean al encéfalo y cuya función es la protección del cerebro y los órganos de los sentidos* (Currie, 1997a) (Fig. 1.3).

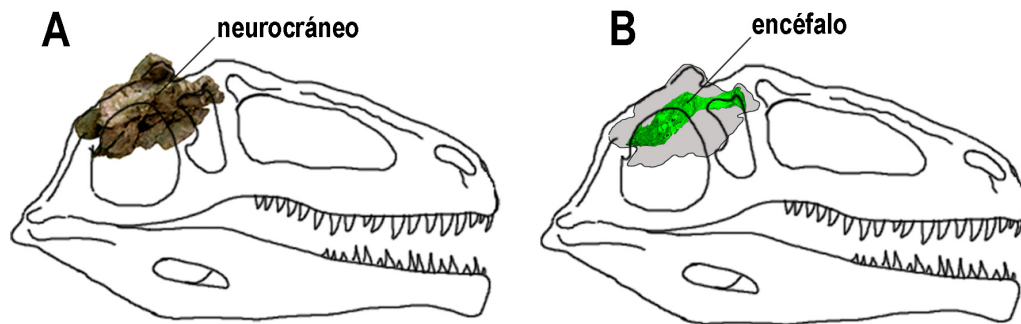


Fig. 1.3. Esquema del cráneo de *Giganotosaurus* indicando el tamaño relativo y la ubicación del neurocráneo (A) y la cavidad endocraneana (en verde) (B).

El neurocráneo es una estructura compleja formada por huesos pares e impares, atravesados por nervios, vasos sanguíneos y divertículos neumáticos. Los nervios craneales y vasos sanguíneos pasan a través de forámenes y canales cuya distribución topográfica en el neurocráneo es constante no solo en todos los terópodos, sino en todos los reptiles (Breazile, 1979; Romer, 1976). Debido a que la posición de dichas aberturas mantiene las mismas relaciones topográficas con los elementos óseos que atraviesan, la mayoría de los forámenes nerviosos pueden ser identificados en los neurocráneos fosilizados. En algunos casos, cuando la identificación de los elementos óseos del neurocráneo se dificulta debido al grado de fusión alcanzado entre los mismos, los forámenes nerviosos que los atraviesan sirven para identificarlos y viceversa, demostrando el grado de correspondencia que existe entre el sistema óseo y los forámenes nerviosos (Currie, 1997a). En un nivel más específico, las variaciones particulares individuales de los forámenes nerviosos y vasculares, tales como la forma, tamaño y posición relativa, pueden proveer

información sobre las relaciones de parentesco entre los distintos linajes, como también dar claves acerca de las habilidades sensoriales que poseía el animal. Tal es así que el patrón de localización de forámenes vasculonerviosos suele ser específico para cada taxón y por consiguiente son usados como caracteres de relevancia filogenética (Buchholtz, 1997).

A causa de que el neurocráneo también forma las paredes internas de la cápsula ótica (que encierra el oído interno), los huesos de la cápsula y adyacentes a ésta (e.g. proótico, basiesfenoides y opistótico) están frecuentemente invadidos por divertículos neumáticos que tienen su origen a partir del saco de aire del oído medio (Witmer, 1997). Las aberturas neumáticas son generalmente de bordes irregulares, a diferencia de los forámenes circulares u ovales de los nervios y los vasos sanguíneos. En general, las cavidades neumáticas presentan un patrón asimétrico, por lo que su utilización en análisis filogenéticos es controversial, fundamentalmente debido a la marcada variabilidad individual que se observa en el sistema neumático del neurocráneo (Currie, com.pers.).

En términos morfofuncionales en este sector del cráneo se ve reflejada la interacción de numerosos sistemas vitales (e.g. muscular, nervioso, respiratorio) que tienen roles específicos en un espacio óseo limitado al que “moldean” (Holliday y Witmer, 2004). Sin embargo, el neurocráneo puede ser tomado como una unidad morfológica en términos descriptivos. El hecho de estar conformado por numerosos elementos hace del neurocráneo una estructura compleja y a la vez delicada, lo cual presenta ciertos inconvenientes o impedimentos prácticos para su estudio. Estos inconvenientes se deben a que en cráneos articulados, el neurocráneo se encuentra parcial o completamente cubierto por otros elementos craneanos de origen dérmico (e.g. pterigoides ventralmente o postorbital y lagrimal lateralmente), que impiden la observación de las caras ventral y principalmente las caras laterales del mismo. Además, algunos sectores del neurocráneo permanecen preservados en el registro fósil solo excepcionalmente, ya sea por poseer una extrema fragilidad (e.g. proceso cultriforme), o porque no osifican totalmente durante la ontogenia del animal permaneciendo cartilaginosos (e.g. septo interorbitario, elementos etmoidales). A esta situación se suma que, con frecuencia, la limpieza tanto

mecánica como química del sedimento que recubre el neurocráneo puede destruir el material y alterarlo de manera irreversible. En años recientes, el uso de la tomografía computada como herramienta en el estudio de los fósiles, ha permitido aumentar significativamente el conocimiento de esta parte del cráneo de los terópodos (Alonso *et al.*, 2004; Brochu, 2000, 2003; Currie, 1997a; Rogers, 1998, 1999; Sanders y Smith, 2005; Stokstad, 2005; Witmer y Ridgely, en prensa), posibilitando el estudio de los sectores inaccesibles y de estructuras internas tales como el oído interno, el sistema neumático del basicráneo, la morfología de la cavidad endocraneana o el neurocráneo mismo en cráneos articulados.

Lo interesante de este campo de estudio es que no se restringe solamente a los aspectos taxonómicos y filogenéticos del grupo. Estrechamente relacionado al estudio anatómico del neurocráneo se encuentra el campo de la paleoneurología. Esta rama de la ciencia se ha aplicado al estudio de los dinosaurios desde el momento mismo en que se recuperaron moldes endocraneanos, naturales o artificiales, que permitieron reconocer aspectos relevantes de la morfología del encéfalo (e.g. Giffin, 1989 Hopson, 1979 Maleev, 1965; Osborn, 1912; Raath, 1977, fig. 21, 1985; Romer, 1968). En las últimas décadas, y merced el uso de tomografías computadas, fue posible reconstruir digitalmente y en tres dimensiones la anatomía endocraneana de los terópodos (e.g. Brochu, 2000, 2003; Burnham, 2004; Coria y Currie, 2002a; Franzosa, 2001; Franzosa y Rowe, 2005; Larsson, 2001; Larsson *et al.*, 2000; Rogers, 1998; Sanders y Smith, 2005; Sereno *et al.*, 2007; Stokstad, 2005). Esta nueva gama de datos brindó la base empírica que permite hacer inferencias acerca de como podrían haber sido las adaptaciones sensoriales (en cuanto a vista, olfato y oído), o el tipo de complejidad neurológica desarrollada en el cerebro de los dinosaurios. La interpretación de este conjunto de datos otorga algunos indicios acerca de los hábitos o estilos de vida, nichos ecológicos y evolución del comportamiento de estos animales extintos (Currie, 1997a; Evans, 2006; Jerison, 1969; Stokstad, 2005).

## 1.1. Antecedentes

Durante los últimos cien años se han descubierto abundantes restos craneanos de dinosaurios y se han descrito, o al menos publicado en forma ilustrada, neurocráneos para cada uno de los mayores linajes del clado Dinosauria incluyendo diversos grupos de **ornitisquios** (e.g. Huene, 1914b; Lambe, 1904, 1914; Lull y Wright, 1942; Carpenter *et al.*, 1998; Anderson, 1999; Galton, 1988, 1989, 1996; Giffin, 1989; Horner, 1992; Vickaryous y Russell, 2003; Evans, 2005, 2006); **prosaurópodos** (e.g. Galton, 1984, 1985a,b; Bonaparte, 1978; Gow, 1990; Bonaparte y Pumares, 1995; Barret *et al.*, 2005), **saurópodos** (e.g. Huene, 1907-8, 1914, 1929; Nowinski, 1971; Berman y Jain, 1982; Salgado y Bonaparte, 1991; Zheng, 1991; Powell, 1992, 2003; Salgado y Calvo, 1992; 1997; Chiappe *et al.*, 2001; Tidwell y Carpenter, 2003; Curry-Rogers y Forster, 2004; Calvo y González-Riga, 2004; Calvo y Kellner, 2006; Martinelli y Forasiepi, 2004; Wilson, 2005; Wilson *et al.*, 2005; Paulina Carabajal y Salgado, 2007; García *et al.*, 2008; Paulina Carabajal *et al.*, 2008), y como se detalla a continuación, numerosos terópodos.

### 1.1.1. Antecedentes en el mundo

En cuanto a los terópodos, se han descrito ilustrado numerosos neurocráneos, si bien en general estos trabajos no profundizan en los aspectos concernientes a la anatomía neurocraneana y sus implicancias filogenéticas, con muy pocas excepciones. Se trata en general de estudios descriptivos, mientras que las filogenias, si bien pueden incluir caracteres craneanos, históricamente están basadas en datos postcraneanos. Este sesgo a favor de los datos postcraneanos refleja de alguna manera la disponibilidad del material y el bajo porcentaje de esqueletos recuperados con el cráneo. Pocos son los análisis filogenéticos realizados únicamente con caracteres craneanos (e.g. Coria y Currie, 2002a; Currie, 2003) o que incluyan numerosos caracteres craneanos en el análisis (e.g. Holtz, 1994; Currie *et al.*, 2003; Rauhut, 2003; Smith *et al.*, 2007a) de los cuales un número ínfimo son caracteres neurocraneanos (nunca supera el 10% del total de caracteres). Desde un punto de vista comparativo e interpretativo, los especímenes más interesantes son aquellos en los que se han preservado neurocráneos completos o relativamente completos, y que se encuentran a su vez desarticulados

del resto de los elementos del cráneo. Tal es el caso de los neurocráneos asignados a los **ceratosaurios** *Syntarsus rhodesiensis* y *S. kayentakatae* Raath, 1969 (Pourtless, 2004; Raath, 1977, 1985; Tykoski, 1998), *Dilophosaurus wetherilli* Welles, 1954 (Welles, 1984); *Ceratosaurus nasicornis* Marsh, 1884 (Madsen y Welles, 2000) y los **abelisáuridos** *Indosuchus raptorius* Huene y Matley, 1933, *Indosaurus matleyi* Huene y Matley, 1933 (Chatterjee, 1978; Novas *et al.*, 2004), *Majungasaurus crenatissimus* Lavocat, 1955 (Sampson y Witmer, 2007) y *Rajasaurus* sp. Wilson, Sereno, Srivstava, Bhatt, Khoshla y Shani, 2003; los **tetanuros basales** *Megalosaurus* sp. Buckland, 1824, *Eustreptospondylus* sp. Walker, 1964 (Huene, 1906, 1932); *Acrocanthosaurus atokensis* Stovall y Langston, 1950 (Franzosa y Rowe, 2005; Stovall y Langston, 1950); *Carcharodontosaurus saharicus* Stromer, 1931 (Larsson, 1996) y *C. iguidensis* Brusatte y Sereno, 2007; *Allosaurus fragilis* Marsh, 1877 (Madsen, 1976); *Piveteausaurus divensis* Taquet y Welles, 1977; *Sinraptor dongi* Currie y Zhao, 1993b; *?Stokesosaurus clevelandi* Madsen, 1974 (Chure y Madsen, 1998); los espinosáuridos *Baryonyx walkeri* Charig y Milner, 1986 (Charig y Milner, 1997), *Irritator challengerii* Martill *et al.*, 1996 (Sues *et al.*, 2002) y “*Poekilopleuron? valesdunensis*” (Allain, 2002); *Compsognathus longipes* Wagner (Ostrom, 1978); los **tiranosáuridos** *Albertosaurus sarcophagus* Osborn, 1905 (TMP 81.10.1, TMP 86.64.01), *Daspletosaurus torosus* Russell, 1970 (Currie, 2003), *Tyrannosaurus rex* Osborn, 1905 (Brochu, 2003; Osborn, 1912; Molnar, 1991), *Tarbosaurus bataar* Maleev, 1955 (Hurum y Sabath, 2003; Maleev, 1974), *Gorgosaurus libratus* Lambe, 1914 y los posibles tiranosáuridos *Itemirus medullaris* Kurzanov, 1976 y *Chilantaisaurus maortuensis* Hu 1964 (ver Holtz, 2004); los **troodóntidos** *Byronosaurus jaffei* Norell, Makovicky y Clark, 2000 y *Troodon formosus* Leidy 1856 (Currie, 1985; Currie y Zhao, 1993a); *Sinovenator changii* Xu, Norell, Wang, Makovicky y Wu, 2002, y *Saurornithoides junior* Barsbold, 1974; los **dromeosáuridos** *Dromaeosaurus albertensis* Matthew y Brown, 1922 (Currie, 1995a) y *Velociraptor mongoliensis* Osborn, 1924 (Norell *et al.*, 2004); los **oviraptóridos** *Citipati osmolskae* Clark, Norell y Barsbold, 2001 (Clark *et al.*, 2002), *Chirostenotes pergracilis* Gilmore 1924 (Sues, 1997) y *Avimimus portentosus* Kurzanov, 1981 (Kurzanov, 1985); los **ornitomímidos** *Struthiomimus* sp. Osborn 1917 y el ejemplar IGM100/987 (Makovicky y Norell, 1998a,b); los

**therizinosauroides** *Falcarius utahensis* y *Nothorynchus mckinleyi* (Kirkland *et al.*, 2005a,b; ver Clark *et al.*, 2004) y algunos **Avialae** (e.g. Elzanowski y Wellnhofer, 1996; Padian, 2004; Walker, 1985; Whetstone, 1983). De esta muestra, algunos especímenes corresponden a neurocráneos relativamente bien preservados pero que están poco estudiados como *Carcharodontosaurus saharicus* (Larsson, 1996) o que han sido descritos como parte del estudio de un taxón en particular en tesis no publicadas, como es el caso de *Syntarsus rhodensis* (Raath, 1977) y *S. kayentakatae* (Tykoski, 1998). Algunas publicaciones contienen descripciones particularmente exhaustivas de material neurocraneano, pero que corresponden precisamente a los taxones menos relacionados filogenéticamente con el grupo de estudio en esta Tesis, como son las descripciones de los neurocráneos de *Dromaeosaurus albertensis* (Currie, 1995a), los tiranosáuridos *Tyrannosaurus* (Brochu, 2003), *Albertosaurus* y *Daspletosaurus* (Currie, 2003), *Sinraptor dongi* (Currie y Zhao, 1993b), *Troodon formosus* (Currie, 1985; Currie y Zhao, 1993a) o “*Syntarsus*” (Raath, 1977, fig. 5, 1985; Tykoski, 1998, figs. 9 y 10), que no por esto dejan de ser excelentes fuentes de información y material de comparación.

### 1.1.2. Antecedentes en la Argentina

En cuanto a los registros en la Argentina, los estudios basados en material neurocraneano son escasos comparados con la enorme cantidad de bibliografía sobre otros aspectos de la biología de los dinosaurios. En la Argentina, se conocen restos de dinosaurios desde finales del siglo XIX y principios del siglo XX (e.g. Lydekker, 1893; Woodward, 1901; Huene, 1929) pero fue durante las últimas 30 décadas cuando se realizaron importantes hallazgos tanto de saurópodos como de terópodos, que causaron un gran impacto en la sociedad y en la comunidad científica nacional e internacional. La diversidad morfológica encontrada, da cuenta de la gran variedad taxonómica de estos reptiles en América del Sur durante el Mesozoico. En efecto, en nuestro país se conocen yacimientos con huellas (e.g. Casamiquela, 1964; Calvo, 1991; Coria *et al.*, 2002b), sitios de nidificación con huevos y embriones (e.g. Chiappe *et al.*, 1998, 2001), además de un excepcional registro de restos óseos que sería imposible de resumir aquí.

Debido a la cantidad y diversidad registrada, los dinosaurios terópodos hallados en la Argentina son referentes primordiales en las faunas de tetrápodos continentales del Gondwana (Coria, 2007). Sin embargo, dentro del gran número de ejemplares conocidos, el registro de esqueletos de terópodos con neurocráneo o parte del neurocráneo preservado no es muy amplio, y la mayoría de los neurocráneos fueron estudiados solo en forma preliminar debido a limitaciones en la preservación del material. Hasta el momento, solamente los neurocráneos del carcharodontosáurido *Giganotosaurus carolinii* Coria y Salgado 1995 (Coria y Currie, 2002a) y del tetanuro basal *Piatnitzkysaurus floresii* Bonaparte 1979 (Bonaparte, 1986; Rauhut, 2004) han sido descriptos en forma detallada. Los neurocráneos asignados a los terópodos basales *Herrerasaurus ischigualastensis* Reig, 1963 (PVSJ 407) y *Zupaysaurus rougieri* Arcucci y Coria, 2003 (PULR 076), y a los abelisáuridos *Abelisaurus comahuensis* Bonaparte y Novas, 1985 (MPCA 11.098), y *Carnotaurus sastrei* Bonaparte, 1985 (MACN-CH 894), han sido mencionados o parcialmente ilustrados como parte de estudios más inclusivos (Arcucci y Coria, 2003; Bonaparte, 1985, 1986; Bonaparte y Novas, 1985; Bonaparte *et al.*, 1990; Ezcurra, 2007; Sereno y Novas, 1993). El neurocráneo de *Aucasaurus garridoi* Coria, Chiappe y Dingus, 2002 (MCF-PVPH 236) se describe por primera vez en esta Tesis, como así también el neurocráneo completo y exquisitamente preservado de un celurosaurio indet. (MCF-PVPH 411) (Coria y Currie, 2002b), cuya descripción es el eje central de la misma.

Algunos cráneos o neurocráneos no son factibles de incluir en este estudio debido a cuestiones de preparación, preservación o por encontrarse aún bajo estudio por parte de otros investigadores. Estos corresponden a *Buitreraptor gonzalezorum* Makovicky, Apesteguía y Agnolin 2005, y a los abelisáuridos *Ekrixinatosaurus novasi* Calvo, Rubilar-Rogers y Moreno 2004 (MUCPV 294) y a un abelisáurido indeterminado (MMCH-PV 49) proveniente del Cretácico Superior de El Chocón, Neuquén (Canale *et al.*, 2006).

## 1.2. Objetivos

### 1.2.1. Objetivos generales

- Contribuir al conocimiento de los terópodos argentinos mediante la descripción anatómica en detalle de la osteología neurocraneana de todos los ejemplares disponibles.
- Determinar la incidencia de los caracteres neurocraneanos en la resolución de las relaciones filogenéticas de los Theropoda. Determinar la congruencia de los caracteres neurocraneanos con los caracteres postrcraneanos y craneanos utilizados previamente.

### 1.2.2. Objetivos específicos

1. Contribuir al conocimiento del neurocráneo de los dinosaurios terópodos registrados en la Argentina *Herrerasaurus ischigualastensis*, *Zupaysaurus rougieri*, *Aucasaurus garridoi*, *Abelisaurus comahuensis*, *Piatnitzkysaurus floresi*, *Giganotosaurus carolinii* y el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411.
2. Proponer criterios de descripción anatómica para el establecimiento de una nomenclatura específica, en Castellano, para el neurocráneo de los Theropoda.
3. Comparar el neurocráneo de los Theropoda con aquellos de prosaurópodos y saurópodos, a fin de determinar las principales diferencias, similitudes y homologías.
4. Proponer herramientas conceptuales para la identificación de neurocráneos incompletos (techo craneano, paredes laterales o basicráneo) de dinosaurios saurisquios, principalmente de los Theropoda.
5. Realizar un análisis filogenético de los Theropoda estudiados utilizando únicamente caracteres neurocraneanos.



6. Determinar el grado de retención de plesiomorfias en dos sectores del neurocráneo con distinto origen embriológico: el techo craneano y el basicráneo.
7. Identificar aquellos caracteres neurocraneanos de los Theropoda que puedan ser dependientes del tamaño del animal y/o de la ontogenia.
8. Realizar tests de congruencia de caracteres.

**9. Objetivos específicos para los terópodos registrados en la Argentina:**

- Determinar mediante un análisis filogenético si los caracteres neurocraneanos soportan la inclusión de *Herrerasaurus ischigualastensis* dentro de los Theropoda.
- Determinar si los caracteres neurocraneanos sustentan la hipótesis de *Zupaysaurus rougieri* como un Tetanurae basal (Arcucci y Coria, 2003), como un Coelophysidae (Ezcurra y Novas, 2006), o un “Coelophysoidea”, más cercanamente relacionado a *Dilophosaurus wetherilli* que a los Coelophysidae (e.g. *Syntarsus*, Smith *et al.*, 2007a,b).
- Determinar si los caracteres neurocraneanos soportan la inclusión de *Piatnitzkysaurus floresi* dentro de Tetanurae, Spinosauroida y/o Megalosauridae.
- Coelurosauria intet. MCF-PVPH 411. Analizar sus caracteres neurocraneanos para determinar su posición filogenética dentro de los Coelurosauria.
- Determinar si los caracteres neurocraneanos soportan las relaciones establecidas previamente para *Giganotosaurus carolinii* con el resto de los Allosauroida, específicamente con *Acrocanthosaurus atokensis*.
- Determinar si los caracteres neurocraneanos soportan la monofilia de los Abelisauridae y las relaciones filogenéticas establecidas previamente para *Aucasaurus garridoi*, *Abelisaurus comahuensis* y *Carnotaurus sastrei*.

## 2. MATERIAL Y MÉTODOS

### 2.1 Material estudiado

En esta tesis se describen o redesciben los neurocráneos de ocho terópodos registrados en la Argentina. Una lista del material estudiado y su procedencia se incluye a continuación en la tabla 2.1.

**Tabla 2.1. Listado de taxones y materiales descritos o redescritos en esta Tesis.**

Taxón	Espécimen	Procedencia y Edad
<i>Abelisaurus comahuensis</i> Bonaparte y Novas, 1985	MPCA 11.098 neurocráneo artic.	Fm. Anacleto (Campaniano Inferior), Río Negro
<i>Aucasaurus garridoi</i> Coria, Chiappe y Dingus, 2002	MCF-PVPH 236 neurocráneo parcial	Fm. Anacleto (Campaniano inferior), Neuquén
<i>Carnotaurus sastrei</i> Bonaparte, 1985	MACN-CH 894 neurocráneo artic.	Fm. La Colonia (Campaniano-Maastichtiano), Chubut
<i>Coelurosauria</i> indet.	MCF-PVPH 411 <b>neurocráneo</b>	Fm. Portezuelo (Turoniano?), Neuquén
<i>Giganotosaurus carolinii</i> Coria y Salgado, 1995	MUCPV-CH 1 <b>neurocráneo</b>	Fm. Candeleros (Cenomaniano), Neuquén
<i>Herrerasaurus ischigualastensis</i> Reig, 1963	PVSJ 407 cráneo articulado	Fm. Ischigualasto (Carniano), San Juan
<i>Piatnitzkysaurus floresii</i> Bonaparte, 1979	PVL 4073 <b>neurocráneo</b>	Fm. Cañadón Asfalto (Calloviano), Chubut
<i>Zupaysaurus rougieri</i> Arcucci y Coria, 2002	PULR 076 cráneo articulado	Fm. Los Colorados (Triásico Superior), La Rioja

Con fines comparativos, se estudiaron los neurocráneos de algunos terópodos registrados en el hemisferio norte, como también algunos neurocráneos de saurópodos y de ornitisquios. La información obtenida a partir de la observación de los mismos fue de vital importancia para el reconocimiento de estructuras homólogas, además de ampliar el panorama acerca de la diversidad craneana presente en las diferentes formas de dinosaurios. El listado de material y taxones estudiados en forma complementaria se incluye a continuación en la tabla 2.2.

**Tabla 2.2. Listado de taxones y especímenes consultados con fines comparativos.**

<b>Taxón</b>	<b>Espécimen</b>	<b>Descripción</b>
<b>Prosauropoda</b>		
<i>Adeopapposaurus mognai</i> Martínez, en prensa	PVSJ 568 PVSJ 610	neurocráneo parcial cráneo articulado
<b>Sauropoda</b>		
<i>Amargasaurus cazaui</i> Salgado y Bonaparte, 1991	MACN-N 15	neurocráneo
<i>Saltasaurus loricatus</i> Bonaparte y Powell, 1980	PVL 4017.162 PVL 4017.161	neurocráneo neurocráneo
<i>Bonatitan reigi</i> Martinelli y Forasiepi, 2004	MACN-PV RN 821 MACN-PV RN 1061	neurocráneo neurocráneo
<i>Antarctosaurus wichmannianus</i> Huene, 1929	MACN 6904	neurocráneo
Titanosauridae indet.	MGPIFD-GR 118 MCF-PVPH 765 MAV-PV-AG 446/1 MML 194 MUCPV 334 MPCA-PV 30	neurocráneo neurocráneo neurocráneo neurocráneo neurocráneo basicráneo
<b>Ornithischia</b>		
<i>Pachyrhinosaurus</i> sp.	TMP 89.55.517 TMP 89.55.182 TMP 87.55.116	neurocráneo neurocráneo + restos neurocráneo + restos
ceratópsido indet.	TMP 89.55.1243 LACM 150168	neurocráneo neurocráneo
<i>“Kritosaurus” australis</i> Bonaparte, Franchi, Powell y Sepúlveda, 1984	MACN-RN 02 MACN-RN 142 MACN-RN 143	neurocráneo parcial parietales y frontales neurocráneo parcial

Continúa en siguiente página

Viene de página anterior, Tabla 2.2

<b>Taxón</b>	<b>Espécimen</b>	<b>Descripción</b>
<b>Theropoda</b>		
<i>Acrocanthosaurus</i> sp. Stovall y Langston, 1950 (Fig. 2.6)	[OMNH 10146]*	neurocráneo
<i>Albertosaurus</i> sp. Osborn, 1905 (Fig. 2.7)	TMP 81.10.1 TMP 86.64.01	neurocráneo + restos neurocráneo parcial
<i>Allosaurus fragilis</i> Marsh, 1877 (Fig. 2.10)	[UUVP 5961]*	neurocráneo
<i>Carcharodontosaurus saharicus</i> (Déperet y Savorin, 1927) Stomer, 1931 (Fig.2.11)	[SGM-Din 1]*	neurocráneo
<i>Ceratosaurus nasicornis</i> Marsh, 1884 (Fig. 2.12)	(MWC 1)*	neurocráneo
<i>Daspletosaurus</i> sp. Russell, 1970	TMP 85.62.1 TMP 2001.36.01	cráneo articulado, neurocráneo
<i>Dromaeosaurus</i> sp. Matthew y Brown, 1922	(AMNH 5356)*	neurocráneo
<i>Gorgosaurus libratus</i> Lambe, 1914 (Figs. 2.7A, 2.8C)	MOR 557 TMP 94.12.602 (ICM 2001.89.1)*	neurocráneo parcial neurocráneo neurocráneo
<i>Ilokelesia aguadagrandensis</i> Coria y Salgado, 1998 (Fig. 3.99A)	MCF-PVPH 35	cóndilo occipital

Continúa en siguiente página

Viene de página anterior, Tabla 2.2

<b>Taxón</b>	<b>Espécimen</b>	<b>Descripción</b>
<i>Ekrixinosaurus novasi</i> Calvo, Rubilar-Rogers y Moreno, 2004	<b>MUCPV 294</b>	neurocráneo
<i>Nanotyrannus</i> sp. Bakker <i>et al.</i> , 1988	(CMPH 7541)*	cráneo articulado
<i>Majungasaurus crenatissimus</i> (Déperet 1896) Lavocat, 1955 (Fig. 2.13)	(FMNH-PR 2100)*	Neurocráneo
<i>Sinraptor dongi</i> Currie y Zhao, 1993 (Fig. 2.14)	<b>IVPP 10600</b>	neurocráneo
<i>Struthiomimus</i> sp. Osborn, 1917 (Fig. 2.15)	TMP 90.26.01	cráneo articulado
Theropoda indet. (Fig. 2.16)	MCF-PVPH 320	frontal izquierdo
<i>Troodon</i> sp. Leidy, 1856 (Figs. 2.17, 2.18)	TMP 1.14.89 TMP 93.137.1 <b>TMP 86.36.457</b> TPM 79.08.01 <b>TMP 82.19.23</b> TMP 82.16.124	neurocráneo parcial exoccipital derecho neurocráneo parietales y frontales neurocráneo + restos parietales y frontales
<i>Tyrannosaurus</i> sp. Osborn, 1905 (Figs. 2.8, 2.9)	<b>LACM 150167</b> (MOR 008) TMP 81.09.01 <b>(BHI 3033)*</b>	neurocráneo neurocráneo parietales y frontales neurocráneo
<i>Rhea americana</i> Lineo, 1758 (Fig. 2.19)	-----	neurocráneo

\* ( ): calco del ejemplar; [ ]: fotografía del ejemplar. **negrita**: neurocráneo completo

Durante el desarrollo de esta Tesis, fueron visitados diversos Museos, tanto de la Argentina como del exterior, en cuyas colecciones se aloja material neurocraneano relevante para este estudio. Los Museos visitados y los taxones o materiales consultados se listan a continuación (para información más detallada sobre los materiales consultados ver tablas 2.1 y 2.2):

- **Instituto Miguel Lillo**, Tucumán, Argentina (*Piatnitzkysaurus*, *Saltasaurus*).
- **Los Angeles County Museum**, California, Estados Unidos (*Tyrannosaurus*, *Ceratopsidae* indet.).
- **Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”**, Buenos Aires, Argentina (*Amargasaurus*, *Anctarctosaurus*, *Bonatitan*, *Carnotaurus*, “*Kritosaurus*”).
- **Museo “Argentino Urquiza”**, Rincón de los Sauces, Neuquén, Argentina (*Titanosauridae* indet.).
- **Museo Provincial “Carlos Ameghino”**, Cipolletti, Río Negro, Argentina (*Abelisaurus*).
- **Museo de la Universidad Nacional del Comahue**, Neuquén, Argentina (*Ekrixinatosaurus*, *Titanosauridae* indet.).
- **Museo “Ernesto Bachmann”**, (UNCOMA), colección Villa el Chocón, Neuquén, Argentina. (*Giganotosaurus*).
- **Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de San Juan**, San Juan, Argentina (*Adeopapposaurus*, *Herrerasaurus*).
- **Royal Tyrrell Museum of Palaeontology**, Alberta, Canadá (*Albertosaurus*, *Ceratosaurus* (calco), *Daspletosaurus*, *Dromaeosaurus* (calco), *Gorgosaurus*, *Nanotyrannus* (calco), *Pachyrhinosaurus*, *Sinraptor*, *Struthiomimus*, *Troodon*).
- **Museo “Carmen Funes”, Plaza Huincul**, Neuquén, Argentina (*Aucasaurus*, *Ilokelesia*, *Zupaysaurus* (original y calco), *Coelurosauria* indet., *Titanosauridae* indet.).
- **Museo de Geología y Paleontología del Instituto de Formación Docente Continua de General Roca**, Río Negro, Argentina (*Titanosauridae* indet.).

### 3.1.1 Abreviaturas

**a. Abreviaturas institucionales.** Las abreviaturas correspondientes a las instituciones en las que están depositados los especímenes a los que se hace referencia en el texto son las siguientes:

<b>AMNH</b>	American Museum of Natural History, NY, Estados Unidos
<b>BHI</b>	Black Hill Institute of Geological Research, Estados Unidos
<b>FMNH PR</b>	Field Museum of Natural History, Chicago, Estados Unidos
<b>ICM</b>	Indianapolis Museum, Estados Unidos
<b>IVPP</b>	Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Beijing, China
<b>LACM</b>	Los Angeles County Museum, California, Estados Unidos.
<b>MACN</b>	Museo Argentino de Cs. Nat. “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina
<b>MAV-PV-AG</b>	Museo “Argentino Urquiza”, Rincón de los Sauces, Neuquén, Argentina
<b>MCF-PVPH</b>	Museo “Carmen Funes”, Plaza Huincul, Neuquén, Argentina
<b>MGPIFD-GR</b>	Museo de Geología y Paleontología, General Roca, Río Negro, Argentina
<b>MML</b>	Museo Municipal de Lamarque, Río Negro, Argentina
<b>MOR</b>	Museum of the Rockies, Estados Unidos
<b>MPCA</b>	Museo Provincial “Carlos Ameghino”, Cipolletti, Río Negro, Argentina
<b>MUCPV</b>	Museo de la Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina
<b>MUCPV-CH</b>	Museo de la Univ. Nac. del Comahue, Villa el Chocón, Neuquén, Argentina.
<b>MWC</b>	Museum of Western Colorado, Estados Unidos
<b>OMNH</b>	Oklahoma Museum of Natural History, Estados Unidos
<b>PVL</b>	Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina
<b>PVSJ</b>	Museo de la Universidad Nacional de San Juan, Argentina
<b>PULR</b>	Paleontología, Universidad de La Rioja, Argentina.
<b>ROM</b>	Royal Ontario Museum, Toronto, Canadá
<b>TMP</b>	Royal Tyrrell Museum of Palaeontology, Alberta, Canadá
<b>SGM</b>	Ministère de L’Energie et des Mines, Rabat, Marruecos
<b>UCMP</b>	University of California, Museum of Paleontology, Berkeley, Estados Unidos
<b>UUVP</b>	University of Utah, Salt Lake City, Estados Unidos

**b. Abreviaturas anatómicas.** Las abreviaturas anatómicas correspondientes a las ilustraciones que acompañan el texto de la Tesis se listan a continuación (las mismas pueden desplegarse en el anexo 1):

**Lista de abreviaturas utilizadas en las ilustraciones y referencias**

<b>app</b>	ala posterolateral del parietal
<b>a.st</b>	arco supratemporal
<b>bar</b>	barra sagital, separa ambas fosas supratemporales en el techo craneano
<b>bo</b>	basioccipital
<b>b.olf</b>	bulbo olfatorio, cavidad o impresión en la cara ventral del frontal
<b>b.orb</b>	bóveda orbitaria
<b>bsf</b>	basiesfenoides
<b>c</b>	“cuerno” del frontal
<b>c.at</b>	superficie de contacto del exoccipital para el atlas
<b>cav.olf</b>	cavidad del bulbo olfatorio en el esfenetmoides
<b>cc</b>	cavidad cerebral o endocraneana
<b>c.esf</b>	superficie de contacto con el esfenetmoides
<b>ci</b>	carótida interna, foramen
<b>c.if</b>	superficie de contacto interfrontal
<b>c.f</b>	superficie de contacto con el frontal
<b>c.lsf</b>	superficie de contacto con el lateroesfenoides
<b>cn</b>	cresta nuchal
<b>c.nas</b>	superficie de contacto con el nasal
<b>c.ne</b>	cavidad neumática
<b>co</b>	cóndilo occipital
<b>col</b>	columela
<b>cotf</b>	cresta otosfenoidal
<b>c.p</b>	superficie de contacto con el parietal
<b>c.po</b>	superficie de contacto con el postorbital
<b>cpot</b>	cresta preótica ( <i>preotic pendant</i> )
<b>c.prf</b>	superficie de contacto con el prefrontal
<b>cs</b>	canal semicircular del oído interno
<b>csa</b>	canal semicircular anterior
<b>csl</b>	canal semicircular lateral
<b>csot</b>	cresta subótica
<b>csp</b>	canal semicircular posterior
<b>ctb</b>	<i>crista tuberalis</i>
<b>cu</b>	cuello del cóndilo occipital
<b>cul</b>	proceso cultriforme
<b>ds</b>	<i>dorsum sellae</i>
<b>duc</b>	ducto endolinfático
<b>end</b>	endocráneo
<b>eme</b>	eminencia medular
<b>esf</b>	esfenetmoides
<b>eo</b>	exoccipital
<b>ep</b>	epiótico
<b>epi</b>	impresión dejada por el epipterigoides sobre el lateroesfenoides
<b>etm</b>	elementos etmoidales (esfenetmoides + mesetmoides + septoesfenoides?)



<b>eve</b>	eminencia vestibular
<b>f</b>	frontal
<b>f.a.pit</b>	fenestra anterior de la fosa pituitaria
<b>fio</b>	fenestra o ventana interorbitaria
<b>fm</b>	foramen magnum
<b>fme</b>	fosa medular, endocráneo
<b>f.met</b>	foramen metótico
<b>f.ne</b>	foramen neumático
<b>fost</b>	fosa supratemporal
<b>fov</b>	<i>fovea ganglii vagoglossopharyngealis</i>
<b>fpt</b>	fenestra posttemporal
<b>fst</b>	fenestra supratemporal
<b>fte</b>	fosa tectal, del endocráneo
<b>fx.c</b>	flexura cefálica del endocráneo
<b>fx.p</b>	flexura pontina del endocráneo
<b>inf</b>	foramen infundibular
<b>imc</b>	<i>Incisura mediana condyli</i>
<b>lag</b>	lagrimal
<b>lam</b>	lámina basituberal
<b>lsf</b>	lateroesfenoides
<b>m.orb</b>	margen orbitario del frontal
<b>mst</b>	mesetmoides
<b>n</b>	nasal
<b>oi</b>	cavidad del oído interno
<b>op</b>	opistótico
<b>orb</b>	órbita
<b>osf</b>	orbitoesfenoides
<b>p</b>	parietal
<b>pbt</b>	proceso basipterigoideo
<b>pdp</b>	proceso dorsal del parietal
<b>pit</b>	fosa pituitaria
<b>p.nas</b>	proceso nasal del frontal
<b>po</b>	postorbital
<b>po.f</b>	proceso postorbital del frontal
<b>po.lsf</b>	proceso postorbital del lateroesfenoides
<b>pdmp</b>	proceso dorsomedial del parietal
<b>ppo</b>	proceso paraoccipital
<b>prf</b>	prefrontal
<b>pro</b>	proótico
<b>prom</b>	prominencia/abultamiento
<b>p.post</b>	proyección posterior del parietal y el supraoccipital
<b>psf</b>	paraesfenoides
<b>pso</b>	prominencia supraoccipital
<b>ptg</b>	pterigoides
<b>q</b>	cuadrado
<b>rbsf</b>	receso basiesfenoidal
<b>rbt</b>	receso basipterigoideo
<b>r.col</b>	receso columelar
<b>re</b>	receso

<b>rflo</b>	receso flocular
<b>rhVII</b>	rama hiomandibular del nervio facial (VII)
<b>rpc</b>	receso o bolsillo paracondilar
<b>rpVII</b>	rama palatina del nervio facial (VII)
<b>rsc</b>	receso o bolsillo subcondilar
<b>rss</b>	receso subselar
<b>rtc</b>	receso timpánico caudal
<b>rtl</b>	receso timpánico lateral
<b>sag</b>	cresta sagital
<b>sep</b>	septo interorbitario
<b>sep. in</b>	septo internasal (mesetmoides) que separa los bulbos olfatorios
<b>sest</b>	surco estapedial
<b>ssf</b>	septo esfenoides
<b>so</b>	supraoccipital
<b>sq</b>	escamoso
<b>sub.rtl</b>	subdivisión del receso timpánico lateral
<b>su.vasc</b>	surco en relación con un elemento vascular
<b>sut</b>	sutura
<b>sut.f-p</b>	sutura fronto-parietal
<b>sut.f</b>	sutura interfrontal
<b>sut.p</b>	sutura interparietal
<b>tb</b>	tubérculo basal
<b>tr. olf</b>	cavidad del tracto olfatorio

#### Nervios craneanos

<b>I</b>	foramen del nervio olfatorio
<b>II</b>	foramen nervio óptico
<b>III</b>	foramen nervio motor ocular común
<b>IV</b>	foramen nervio Troclear
<b>V</b>	foramen nervio Trigémino
<b>V<sub>1</sub></b>	foramen rama oftálmica del nervio Trigémino
<b>V<sub>2,3</sub></b>	foramen maxilomandibular del nervio Trigémino
<b>VI</b>	foramen nervio <i>Abducens</i>
<b>(VI)</b>	foramen en la cavidad endocraneana del nervio <i>Abducens</i>
<b>VII</b>	foramen del nervio Facial
<b>VIII</b>	foramen del nervio auditivo
<b>IX</b>	nervio Glossofaríngeo
<b>X</b>	nervio Vago
<b>XI</b>	nervio Espinal
<b>(XI)</b>	foramen en la cavidad endocraneana del nervio espinal
<b>XII</b>	foramen/es nervio Hipogloso
<b>(XII)</b>	foramen en la cavidad endocraneana del nervio Hipogloso
<b>vasc</b>	foramen vascular
<b>vcd</b>	foramen de la vena cerebral <i>capitis dorsalis</i>
<b>vcm</b>	foramen de la vena cerebral medial
<b>ves</b>	vestíbulo del oído interno
<b>v.pit</b>	vena pituitaria?

## 2.2. Métodos

Para abordar el estudio morfológico del neurocráneo de los terópodos fue necesario preparar varios ejemplares. Así mismo, se realizó una tomografía computada de uno de los mismos, y se tomaron fotografías digitales, medidas y se realizaron ilustraciones de todos los materiales. El fotografiado y la ilustración de todo el material estudiado, así como la preparación mecánica de algunos de los ejemplares fueron realizados por la Tesista.

### a. Preparación manual de fósiles

La preparación mecánica de 6 neurocráneos de Theropoda fue realizada por la tesista, utilizando agujas de distinto calibre, herramientas de odontología y lupa binocular. La remoción del relleno sedimentario posibilitó el acceso a la cavidad endocraneana permitiendo corroborar la correspondencia entre los forámenes de entrada (internos) y salida (externos) de los nervios craneanos. Remanente sedimentario quedó en los canales de los nervios craneanos de menor diámetro (e.g. nervio craneano VI), en los canales semicirculares del laberinto óseo y lagena (oído interno) y en las profundas cavidades neumáticas, donde no es posible acceder manualmente sin dañar el material. La preparación de la cavidad endocraneana y forámenes craneanos se realizó en los siguientes ejemplares:

1. *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH 236)
2. Celurosaurio indet. (MCF-PVPH 411)
3. *Giganotosaurus carolinii* (MCPV-CH 1)
4. *Sinraptor dongi* (IVPP 10600)
5. *Daspletosaurus* sp. (TMP 2001.36.01)
6. *Tyrannosaurus rex* (LACM 150167)

### b. Medidas

Mediciones directas fueron tomadas sobre el material estudiado, mientras que mediciones indirectas fueron tomadas sobre las tomografías utilizando las herramientas del programa para procesar imágenes *IMAGE-J* (de descarga gratuita en Internet) y *AdobePhotoshop* (versión 7.0). Todas las mediciones fueron realizadas con un calibre vernier (no digital). Las medidas, tanto en el texto como

en las tablas, se expresaron en milímetros a menos que se indique lo contrario (por ejemplo en el caso de medidas grandes como el largo total del cráneo, donde el uso de milímetros es desproporcionado y se usaron centímetros). Algunas especificaciones sobre las medidas tomadas se indican a continuación:

- *Ancho transversal del techo craneano al nivel interorbitario*: medida tomada por delante del proceso postorbital del frontal (Fig. 2.1).

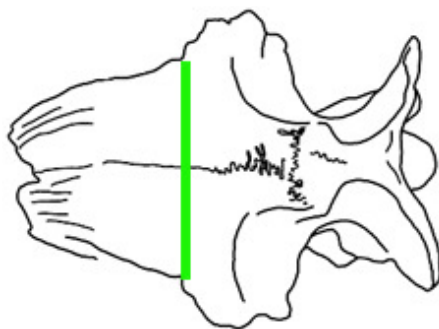


Fig. 2.1. Techo craneano en vista dorsal. Medida del ancho transversal al nivel interorbitario.

- *Largo del frontal*: no incluye el proceso nasal (a menos que se indique lo contrario). Esto se debe a que en los cráneos articulados, la extensión de dichos procesos se desconoce por estar cubiertos por los huesos nasales, por lo que se estarían comparando longitudes relativas no equivalentes. Generalmente el largo del frontal estará medido sobre la línea media, en el contacto interfrontal (Fig. 2.2).



Fig. 2.2. Techo craneano en vista dorsal. Medida largo del frontal, sin procesos nasales (en rojo), con procesos nasales incluidos (verde).

➤ *Profundidad*: en el caso de estructuras laminares más largas que anchas, la profundidad hace referencia a la anchura que desarrolla la lámina (no al espesor). Por ejemplo, la profundidad del proceso paraoccipital corresponde a la altura o desarrollo dorsoventral de la proyección laminar y se mide tanto en vista posterior como en vista lateral del neurocráneo. En el caso de la cresta metótica (formada por la rama ventral del opistótico) la profundidad corresponde al desarrollo anteroposterior de la lámina y se mide en vista lateral del neurocráneo (Fig. 2.3).

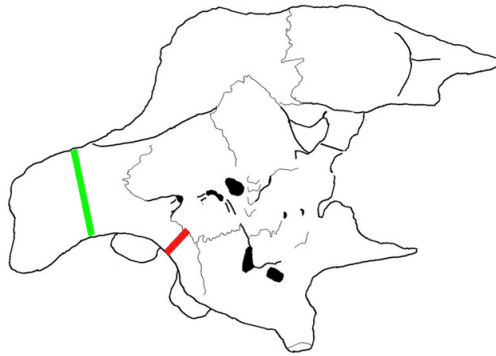


Fig. 2.3. Neurocráneo (MCF-PVPH 411) en vista lateral derecha. Medida de la profundidad del proceso paroccipital (línea verde) y rama ventral del opistótico (línea roja).

➤ *Medición del receso basiesfenoidal*. La forma del receso basiesfenoidal se define en algunos análisis como “más largo que ancho o más ancho que largo” (e.g. Currie, 2003). Sin embargo, hay casos en los que la pared lateral del receso (*crista ventrolateralis*) está proyectada hacia fuera generando un espacio “extra” (e.g. *Allosaurus*) que si es tenido en cuenta para determinar la forma del receso puede ser resultar distinta (Fig. 2.10A). La alternativa propuesta es medir el polígono definido por los extremos distales de los tubérculos basales y los procesos basipterigoideos (siguiendo a Currie *et al.*, 2003). De esta manera se logra comparar puntos específicos en los diversos basicráneos, se desarrolle o no un receso basiesfenoidal, y sin tener en cuenta las variaciones que puedan presentar las paredes laterales del receso si está presente (Fig. 2.4). Sin embargo, esta modificación genera un inconveniente

al momento de determinar si los diferentes estados de carácter son verdaderamente independientes de otros, y esto debe ser tenido en cuenta en futuros análisis hasta que el carácter pueda ser testado y contrastado en un número mayor de ejemplares.

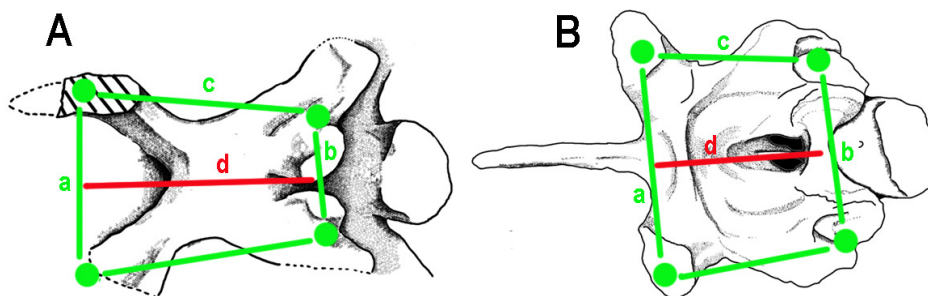


Fig. 2.4. Basicráneo en vista ventral. *Herrerasaurus* (A) y Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Basicráneos en vista ventral. No a escala. Las líneas transversales *a* y *b* unen respectivamente ambos procesos basipterigoideos y ambos tubérculos basales entre sí, mientras que la línea longitudinal *c* une cada proceso basipterigoideo con el tubérculo basal del mismo lado. La línea longitudinal *d*, es la menor distancia entre las líneas *a* y *b*. Siempre que la línea *d* sea más larga que cualquiera de las líneas transversales *a* o *b*, el rectángulo (o el trapecio) se considera más largo que ancho.

- *Ángulo occipitofrontal*. El ángulo occipitofrontal (Coria y Currie, 2002a) está formado entre una línea virtual que pasa a lo largo del frontal y otra que pasa por el borde dorsal del foramen magno y el extremo distal del tubérculo basal (Fig. 2.5). Es más factible de ser tomado en aquellos neurocráneos que han sido tomografiados, en un corte sagital que pase por el plano axial del cráneo.



Fig. 2.5. Neurocráneo, corte longitudinal sagital (ejemplar MCF-PVPH 411) en donde se ha marcado el ángulo occipitofrontal.

- *Desarrollo ontogenético del individuo*: En el texto, se hace referencia al estado de desarrollo del ejemplar (e.g. adulto, subadulto, juvenil). Siguiendo la argumentación de Gauthier (1986), los individuos que han alcanzado el máximo tamaño son denominados adultos (el término “maduro” no es del todo correcto considerando que la madurez de los individuos se relaciona con haber alcanzado el estadio ontogenético seminal). En los individuos adultos, se observará un mínimo o ausencia de contactos suturales, que se van perdiendo por fusión de los elementos óseos. Los individuos subadultos pueden estar cerca o haber alcanzado el tamaño máximo pero no se observan en el esqueleto (tanto en el cráneo como en el postcráneo) todos los indicios que indiquen el cese del crecimiento (e.g. presencia de contactos suturales en el neurocráneo, fusión de arcos neurales, etc.).
- *Orientación del neurocráneo*: Para los fines descriptivos, el neurocráneo se orienta con el frontal en posición horizontal. El techo craneano se dispone de esta manera de forma horizontal.

### **c. Ilustración y fotografiado del material**

Todos los materiales estudiados, fueron fotografiados utilizando una cámara digital, modelo Canon PowerShot S60. Las fotografías digitales de *Allosaurus*, *Acrocanthosaurus* y *Carcharodontosaurus* utilizadas en la confección de algunas figuras, fueron cedidas por J. Canale. Todas las figuras que acompañan el texto de esta Tesis, conformadas por fotografías, tomografías computadas e ilustraciones en líneas, fueron realizadas por la tesista en formato digital. Para ello, se utilizó el programa *Adobe PhotoShop* (versiones 5.0 y 7.0) y una tabla gráfica, modelo Wacom CTE-640. La Tesis contiene un total de 179 figuras originales, 9 tablas y 13 gráficos (ver índice de tablas y figuras, pág. 534).

#### **d. Tomografías**

La descripción de estructuras internas de algunos de los materiales se hizo mediante uso de Tomografías Computadas. La tomografía computada del espécimen MCF-PVPH 411 se realizó el día 8 de junio de 2004 en el Hospital *Foothills* de la ciudad de Calgary (Alberta, Canadá). El modelo del tomógrafo utilizado fue GE QXI *Light speed*. Los cortes se efectuaron cada 1,5 mm, con un *overlap* de 0.63 (tomografiado en espiral). El neurocráneo fue tomografiado en dos posiciones transversales obteniéndose 415 cortes coronales y 299 cortes sagitales. Las imágenes fueron procesadas y adaptadas al formato JPG lo que permitió su edición con el programa AdobePhotoshop (versión 5.0 y 7.0). Se utilizó el programa *IMAGE-J* para visualizar las secuencias de imágenes. Se contó además con las tomografías neurocraneanas cedidas gentilmente por L. Salgado, R. A. Coria y P. J. Currie del material referido a los siguientes taxones:

1. *Giganotosaurus carolinii* (1995, cortesía de A. Coria y P. Currie)
2. *Abelisaurus comahuensis* (Cortesía de L. Salgado)
3. *Sinraptor dongi* (Cortesía de P. Currie)
4. *Albertosaurus* sp. (1996, Cortesía de P. Currie)
5. *Carcharodontosaurus saharicus* (1995, Cortesía de P. Currie)
6. *Troodon* sp. (Cortesía de P. Currie)
7. *Acrocanthosaurus* sp. (Franzosa y Rowe, 2007; cortesía de P. Currie)

#### **e. Análisis filogenético**

Se realizó un análisis filogenético bajo los postulados de la metodología cladística, utilizando una matriz de 113 caracteres neurocraneanos y 29 taxones (dos prosaurópodos en el grupo externo y 27 terópodos en el grupo interno). Posteriormente se analizó la incidencia de estos caracteres, en forma aislada y conjuntamente con caracteres postcraneanos (tomados de las hipótesis previas de Rauhut, 2003 y Smith *et al*, 2007), en la resolución de las relaciones filogenéticas de los Theropoda estudiados. El programa utilizado para analizar la matriz fue el T.N.T (*Tree Analysis using new technology*) (Goloboff, Nixon y Farris, 2003).



#### f. Nomenclatura utilizada

En la bibliografía referente la descripción del neurocráneo de los dinosaurios en general, existen tanto sinonimias como homonimias entre algunos de los términos utilizados para definir determinados elementos y/o estructuras del neurocráneo. Esto, puede generar cierta incertidumbre al momento de realizar una comparación. Por ejemplo, y como nota anecdótica, está el caso del llamado “receso basiesfenoidal”: Huene (1914b), reconoció dos recesos neumáticos en el basiesfenoides, uno excavado sobre la cara lateral y otro excavado en la cara ventral, definiéndolos como “receso basiesfenoidal” (*basisfenoidal recess*) y “seno basiesfenoidal” (*basiesphenoid sinus*) respectivamente. Unos pocos autores mantuvieron posteriormente estas definiciones en el mismo sentido conceptual que les diera Huene (e.g. Russell, 1970; Madsen y Welles, 2000). Sin embargo, a lo largo de los últimos 50 años, los diversos autores han utilizado indistintamente los términos “receso basiesfenoidal” y “seno basiesfenoidal” para referirse únicamente a la cavidad neumática excavada ventralmente en el basiesfenoides (e.g. Bakker *et al.*, 1988; Currie, 1997a; Currie y Zhao, 1993b; Madsen y Welles, 2000; Taquet y Welles, 1977; Welles, 1984; Witmer, 1997), por lo que la distinción inicial se volvió imprecisa, y ambos términos se convirtieron en sinónimos de una misma cavidad neumática. Finalmente, el uso del término “receso basiesfenoidal” se popularizó sobre el otro tras la publicación del trabajo de Witmer (1997), al que la mayoría de los autores (entre los que me incluyo) toman como referencia. Siguiendo a este autor, el receso localizado en la cara lateral del basiesfenoides (= receso basiesfenoidal de Huene) corresponde al denominado “receso timpánico lateral” (ver Glosario).

Otra situación que dio a lo largo del desarrollo del conocimiento del neurocráneo de los dinosaurios, fue las diversas interpretaciones acerca de la composición ósea o la identificación de los elementos óseos que componen una misma estructura, lo que llevó a los diferentes autores a proponer una nomenclatura que refleja de alguna manera dicha interpretación. Un claro ejemplo es la proyección aliforme en la cara lateral del basicráneo, formada generalmente por el proótico en la base y por el basiesfenoides distalmente, denominada alternativamente “crista proótica”, “ala basiesfenoidal” o “*preotic pendant*” en Inglés. Debido a que en individuos adultos, las suturas entre los elementos no se distinguen por fusión ínter

ósea, el criterio adoptado en esta Tesis es tomar el término que hace referencia a la morfología de la estructura y no a los supuestos elementos óseos que la componen. Así, el término más adecuado para la estructura mencionada anteriormente es “*preotic pendant*” o cresta preótica en Castellano. Un caso similar se da con el “proceso cultriforme”, también llamado “proceso o rostro parasfenoidal”, “proceso o rostro presfenoidal”, “proceso o rostro basi-parasfenoidal”, (ver Tabla de sinónimos). Algunos de los términos utilizados en esta tesis poseen un claro significado en el idioma en que fueron publicados originalmente (e.g. *braincase*, *metotic strut*, *preotic pendant* en Inglés). Pero al momento de ser traducidos al Castellano, el sentido puede no ser tan claro (en los casos mencionados, la traducción no textual sería: “caja craneana”, “rama ventral del opistótico” o “crista tuberalis” y “pendiente preótico”).

En esta Tesis se han utilizado todos los términos que definen a las estructuras neurocraneanas en Castellano, excepto aquellos que por estar en latín o latinizados, se consideran aceptables por su universalidad (e.g. *foramen magnum*, *fenestra ovalis*). Se adopta en muchos casos la terminología utilizada en la *Nomina Anatomica Avium* (Baumel y Witmer, 1993). Sin embargo, se ha recurrido también a la terminología inglesa original (entre paréntesis y en letra itálica en el texto) en aquellas situaciones en que fuera oportuno y para no dejar dudas acerca de a cuáles estructuras se está haciendo referencia, ya que la mayor parte de la bibliografía específica está publicada en ese idioma.

Los términos que mayormente están aceptados por la comunidad científica y han sido utilizados por la mayoría de los autores durante los últimos 50 años, no son discutidos ni tratados de manera extensa, ya que no existen dudas acerca de a qué estructura hacen referencia (e.g. “procesos paraoccipitales”, “tubérculos basales”, “proceso cultriforme”, “proceso postorbital del lateroesfenoides”).

Se evita la utilización de términos que corresponden a estructuras en estadios de desarrollo embrionario (e.g. “condrocráneo”, “fenestra metótica” y “fenestra hipofiseal”) y de aquellos términos de la anatomía mamaliana aplicados en la descripción de reptiles, sobre todo en los trabajos más antiguos (e.g. “aliesfenoides”,

“fenestra rotunda”, “receso estapedial”, “receso mastoideo”). Finalmente, el término “ventana oval” suele utilizarse erróneamente en las descripciones del neurocráneo de los terópodos para identificar a la abertura delimitada entre el proótico y el opistótico. Sin embargo, esta abertura no corresponde a la ventana oval del oído interno propiamente dicha (en la que apoya el pie columelar), sino a un receso más externo a ésta a través de la cual pasa la *colunilla auris* para alcanzar la verdadera ventana oval. La utilización de término “receso estapedial” es más correcta en ese sentido si bien la palabra en inglés *stapes* hace referencia a la *columnilla auris* de los mamíferos. Por ello, el término “receso columelar” propuesto por Brochu (2003) parece ser el más adecuado, y es el utilizado en esta Tesis.

Para facilitar la lectura y la comprensión del texto, se recomienda la utilización del GLOSARIO, en el cual se definen las estructuras y la TABLA DE SINONIMOS, con términos en Castellano y en Inglés, con sus correspondientes referencias (Págs. 511-540).

## Ilustraciones del material complementario

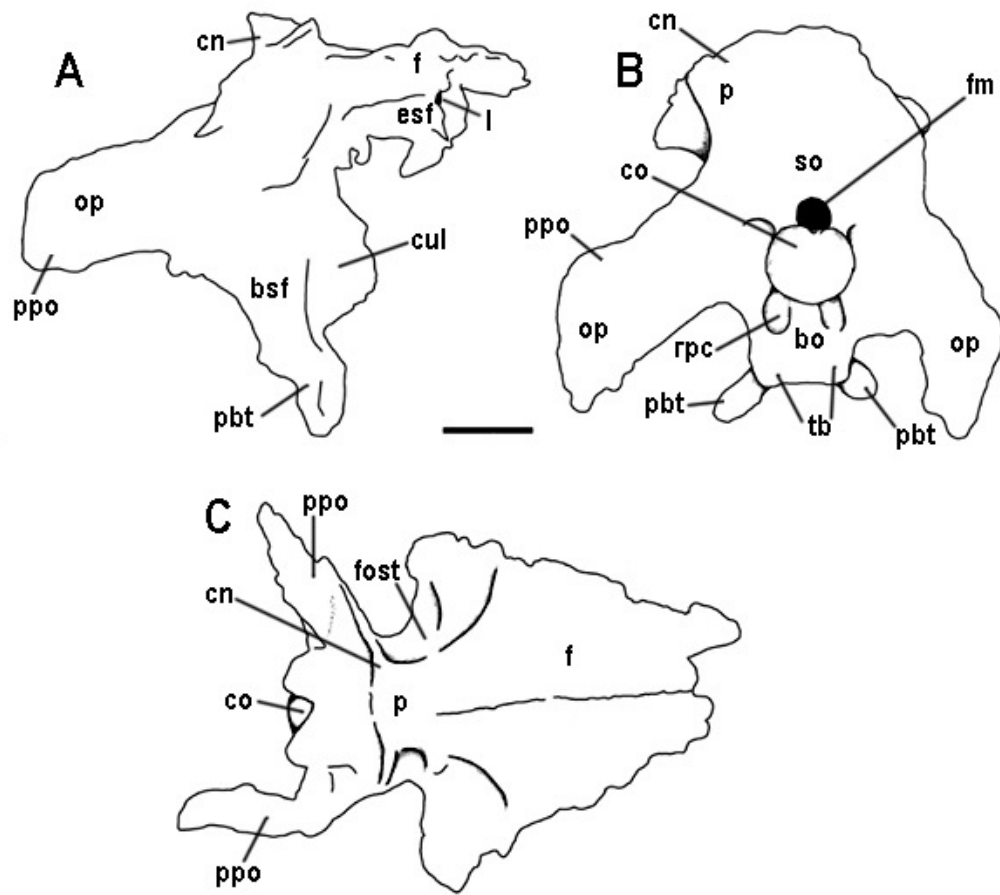


Fig. 2.6. *Acrocanthosaurus atokensis* (OMNH 10146). Neurocráneo en vista lateral derecha (A), posterior (B) y dorsal (C). Escala: 10 cm. Abreviaturas en pág. 19.

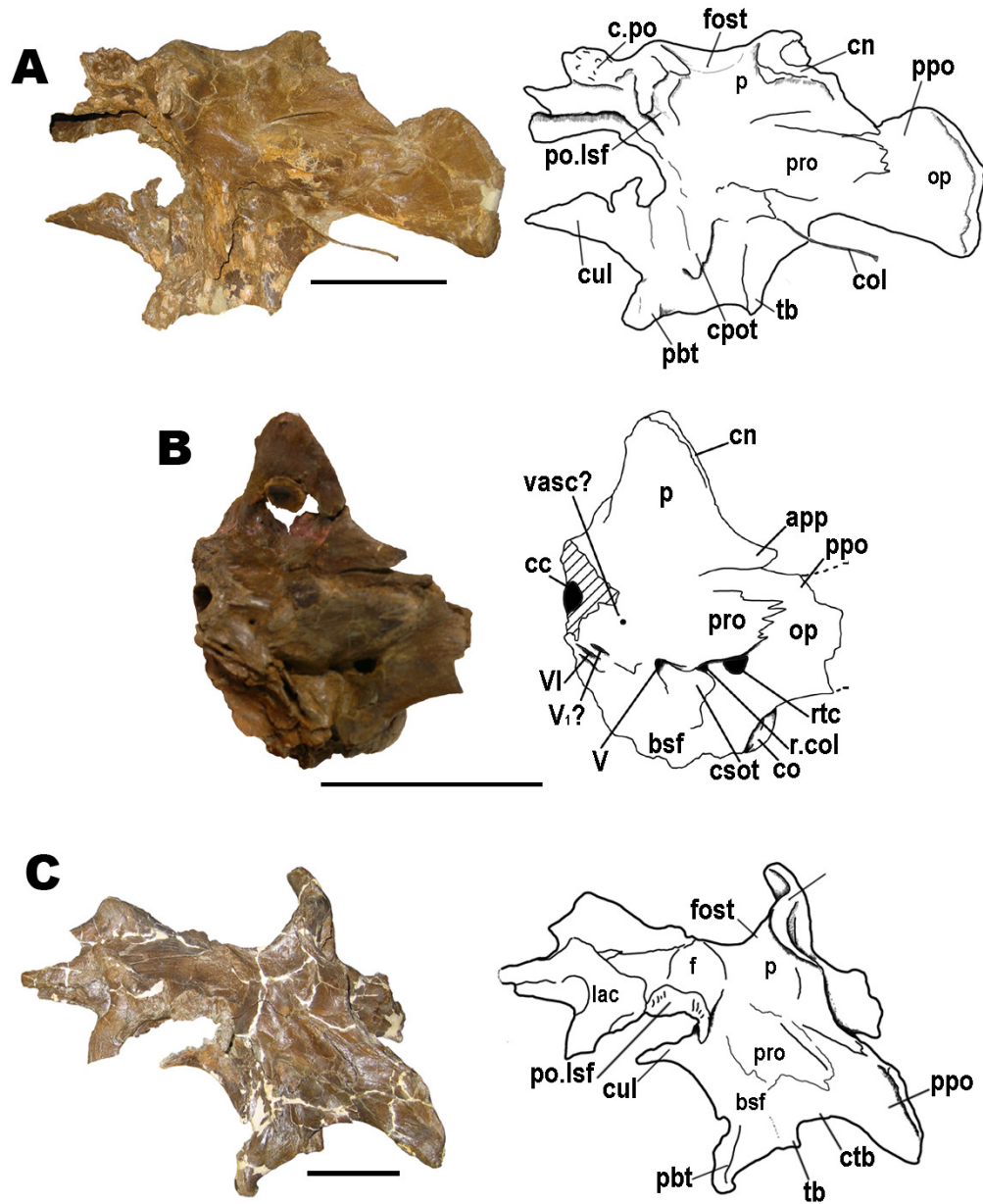


Fig. 2.7. *Gorgosaurus libratus* (TMP 94.12.602) (A), (MOR 557) (B) y *Albertosaurus* sp. (TMP 81.10.01). Neurocráneos en vista lateral izquierda. Escala: 10 cm. Abreviaturas en pág. 19.

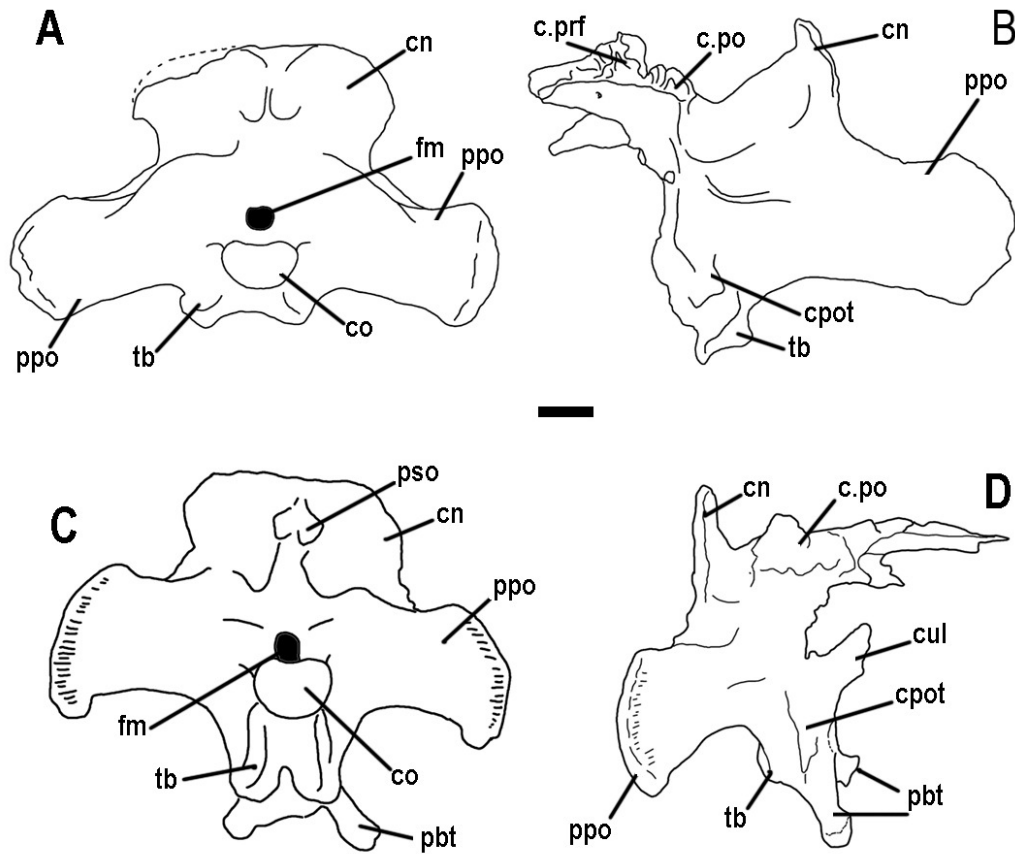


Fig. 2. 8. *Tyrannosaurus rex* (BHI 3033), neurocráneo en vista posterior (A) y lateral izquierda (B) y *Gorgosaurus* sp. (ICM 2001.891), neurocráneo en vista posterior (C) y lateral derecha (D). Escala: 5 cm. Abreviaturas en pág. 19.

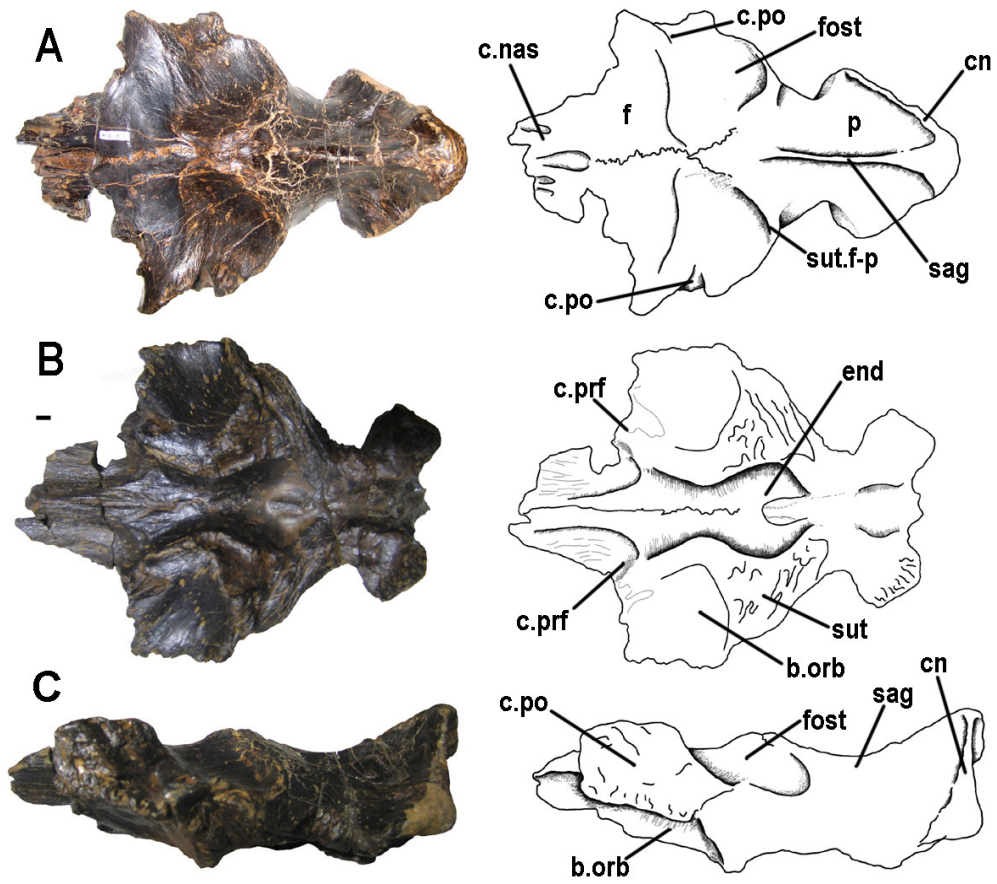


Fig. 2.9. *Tyrannosaurus rex* (TMP 81.09.01), frontales y parietales en vista dorsal (A), ventral (B) y lateral izquierda (C). Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

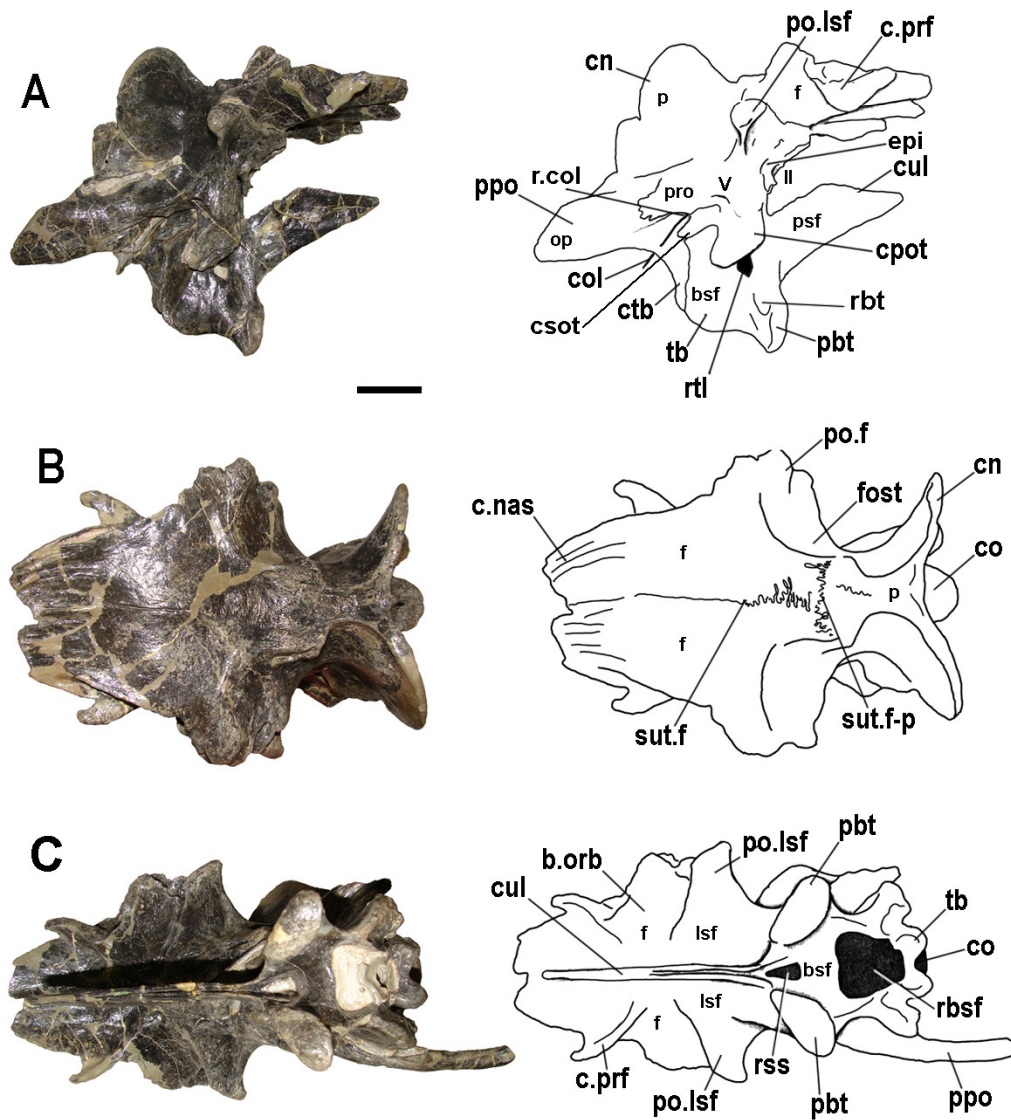


Fig. 2.10. *Allosaurus fragilis* (UUVP 5961). Neurocráneo en vistas lateral derecha (A), dorsal (B) y ventral (C). Escala: 5 cm. Abreviaturas en pág. 19.



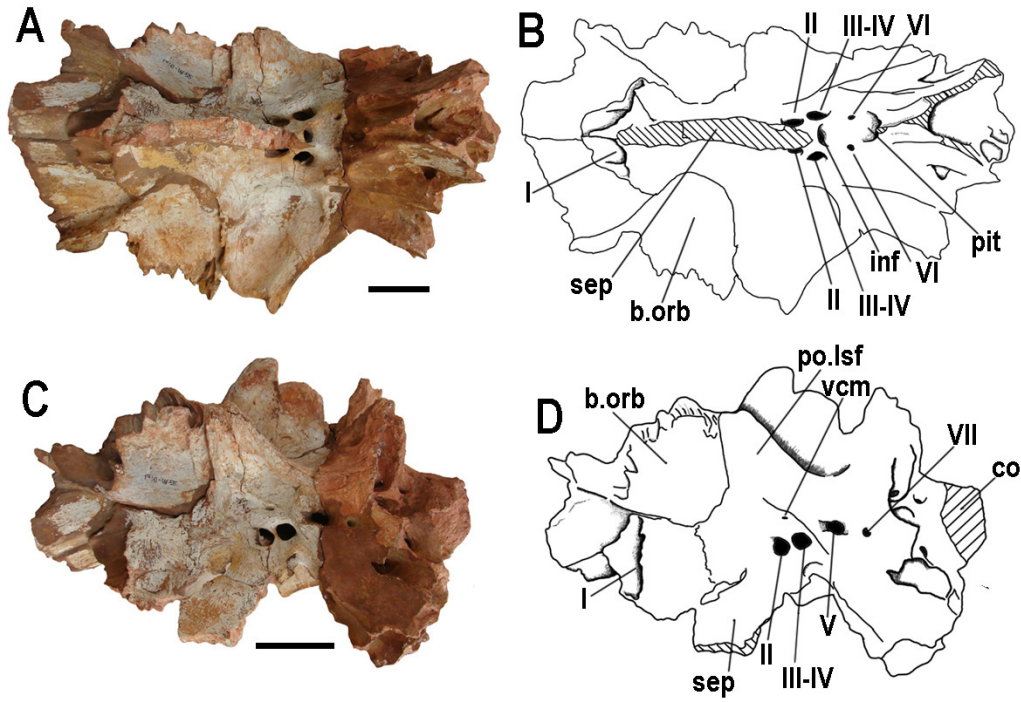


Fig. 2.11. *Carcharodontosaurus saharicus* (SGM-Din 1). Neurocráneo en vista ventral (A) y lateral izquierda (B). Escala: 5 cm. Abreviaturas en pág. 19.

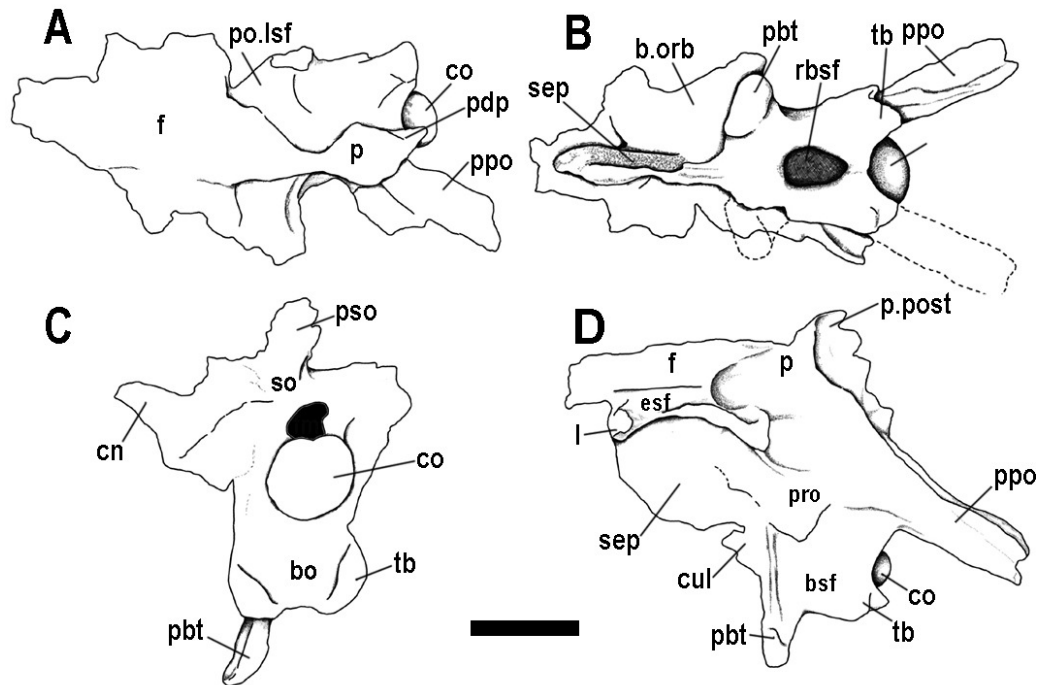


Fig. 2.12. *Ceratosaurus nasicornis* (MWC 1). Neurocráneo en vista dorsal (A), ventral (B), posterior (C) y lateral izquierda (D). Escala: 5 cm. Abreviaturas en pág. 19.

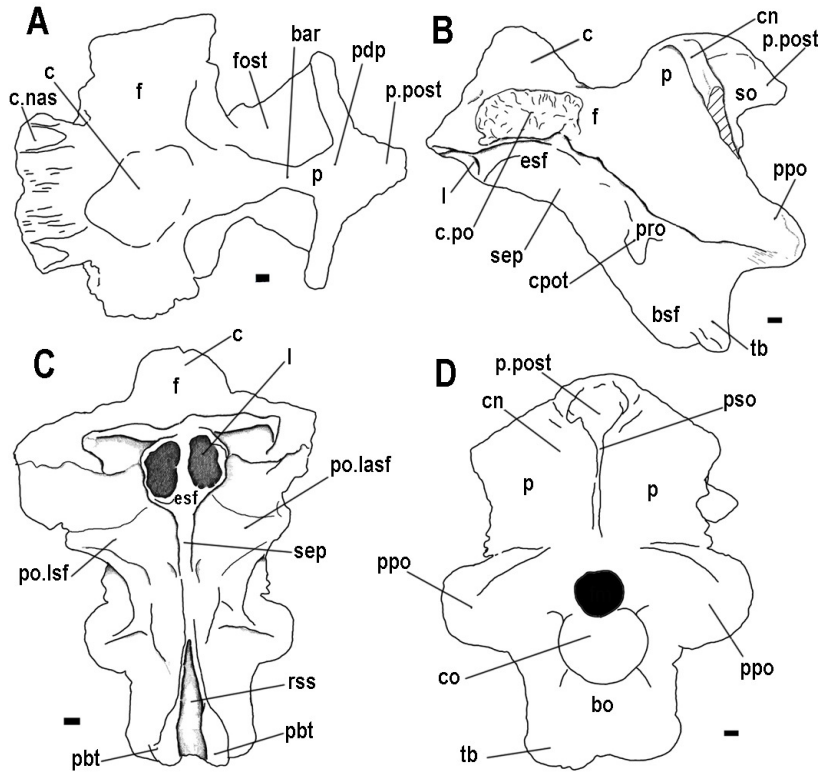


Fig. 2.13. *Majungasaurus crenatissimus* (FMNH-PR 2100). Neurocráneo en vista dorsal (A), lateral izquierda (B), anterior (C) y posterior (D). Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

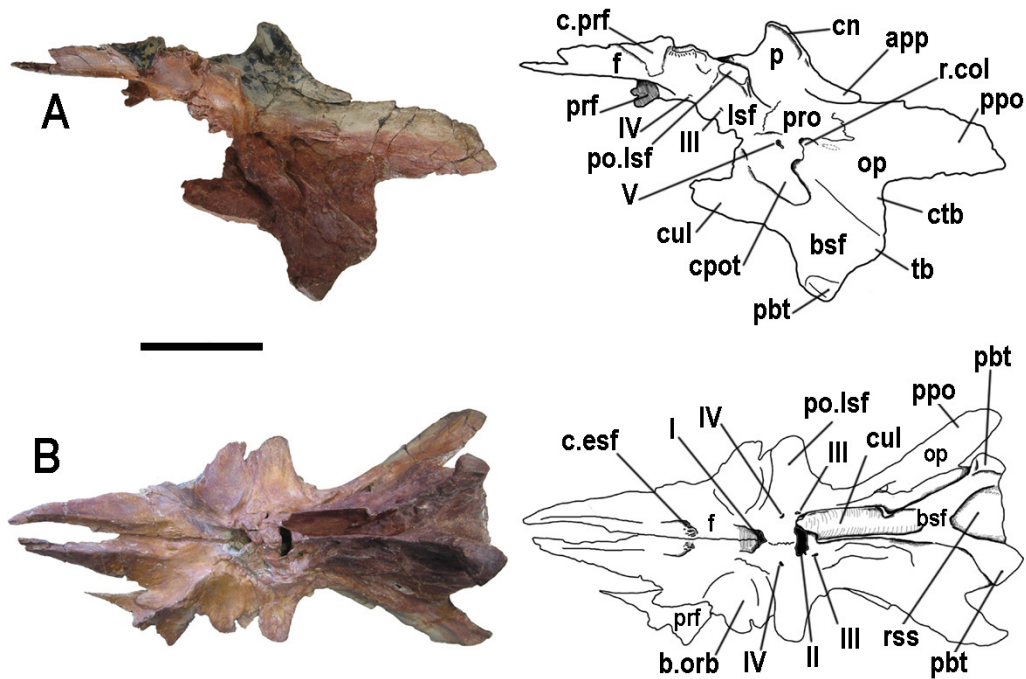


Fig. 2.14. *Sinraptor dongi* (IVPP 10600). Neurocráneo en vista lateral izquierda (A) y ventral (B). Escala: 5 cm. Abreviaturas en pág. 19.

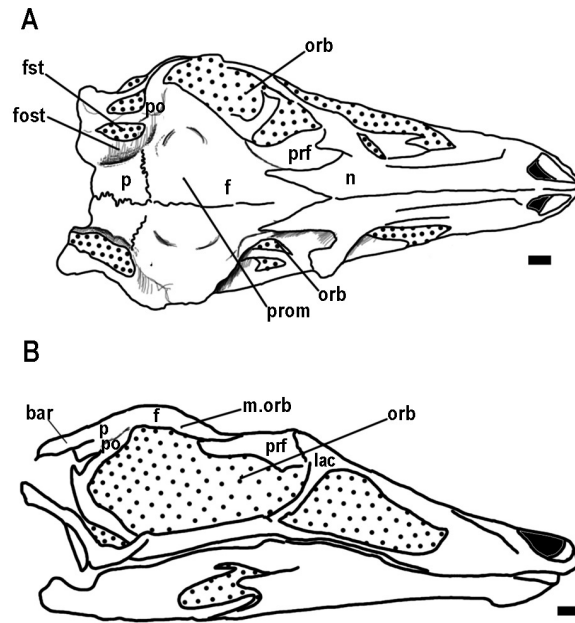


Fig. 2.15. *Struthiomimus* sp. (TMP 90.26.01). Cráneo en vista dorsal (A) y lateral (B). Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

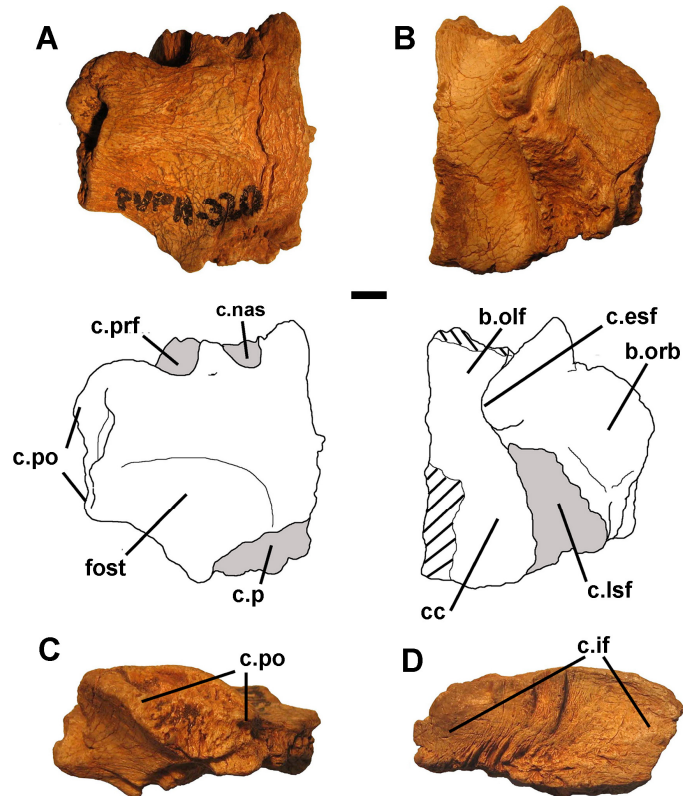


Fig. 2.16. Theropoda indet. MCF-PVPH 320. Frontal izquierdo en vista dorsal (A), ventral (B), lateral (C) y medial (D). Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

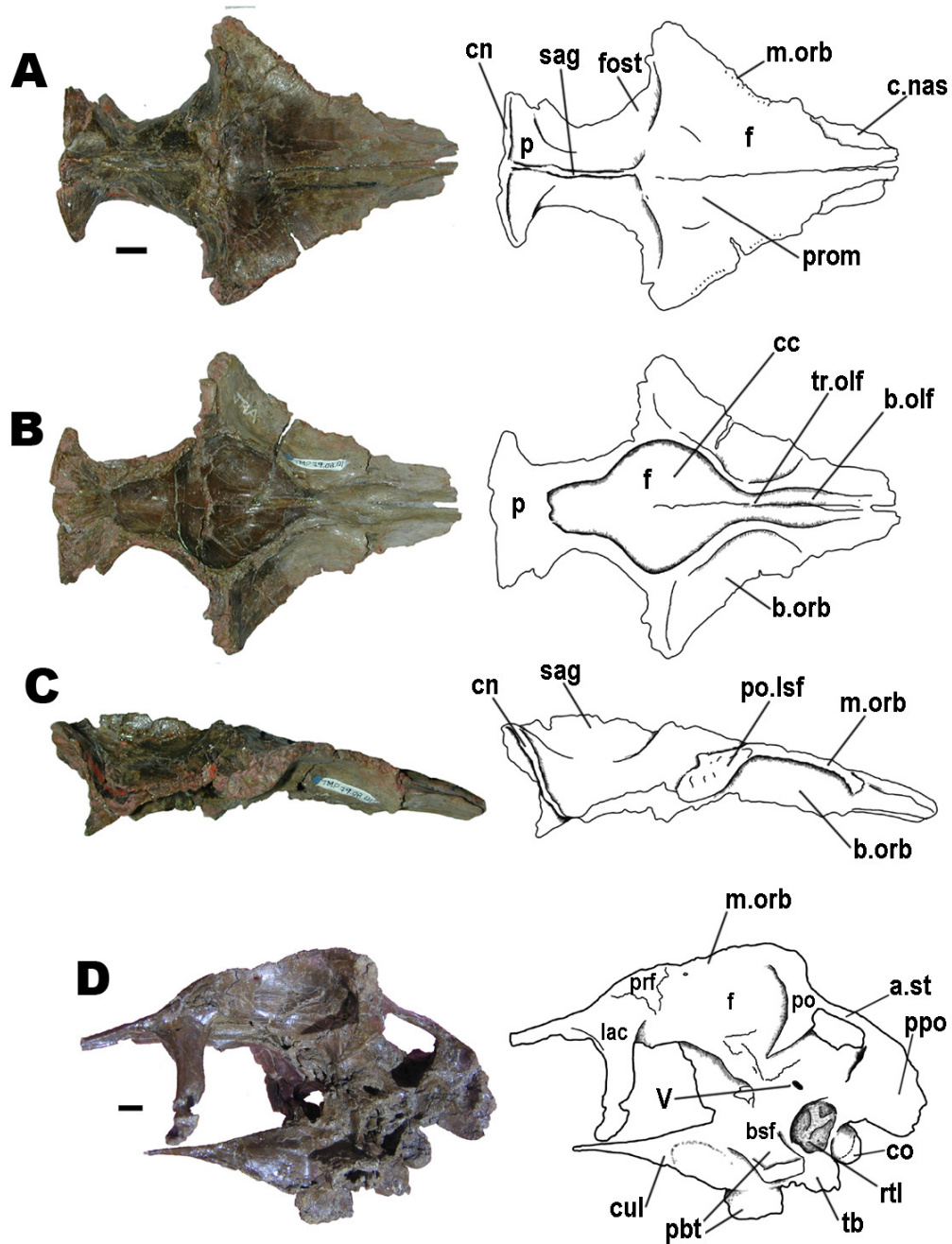


Fig. 2.17. *Troodon* sp. (TMP 79.08.01). Techo craneano en vista dorsal (A), ventral (B) y lateral (C). *Troodon inequalis* (TMP 82.19.23). Neurocráneo en vista lateral izquierda (D). Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.



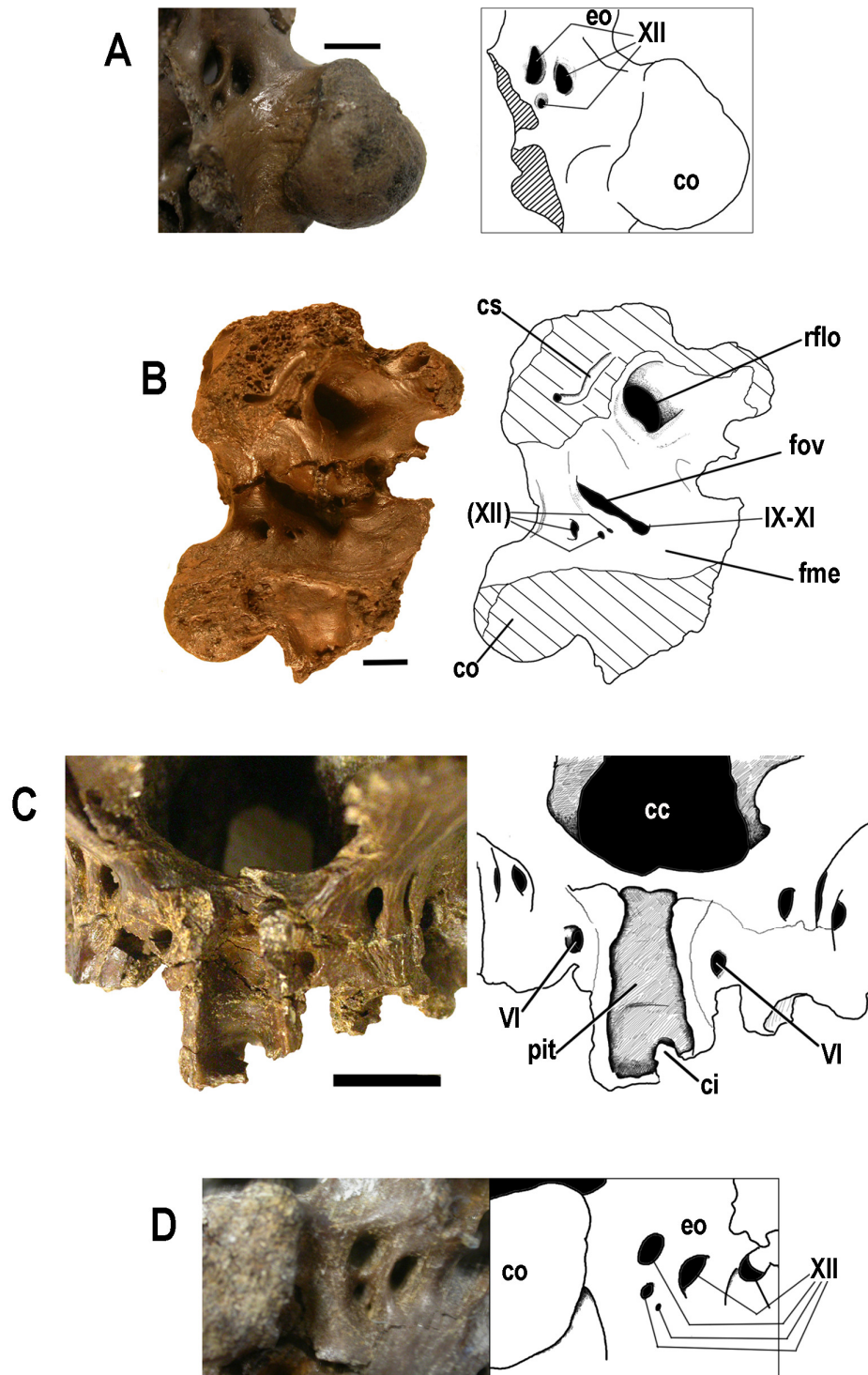


Fig. 2.18 *Troodon* sp. (TMP 1.14.89). Basicráneo parcial en vista posterolateral (A) y medial (B). *Troodon* sp. (TMP 86.36.457). Neurocráneo parcial en vista anterior (C), y detalle del exoccipital y forámenes del nervio craneano XII (D). Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

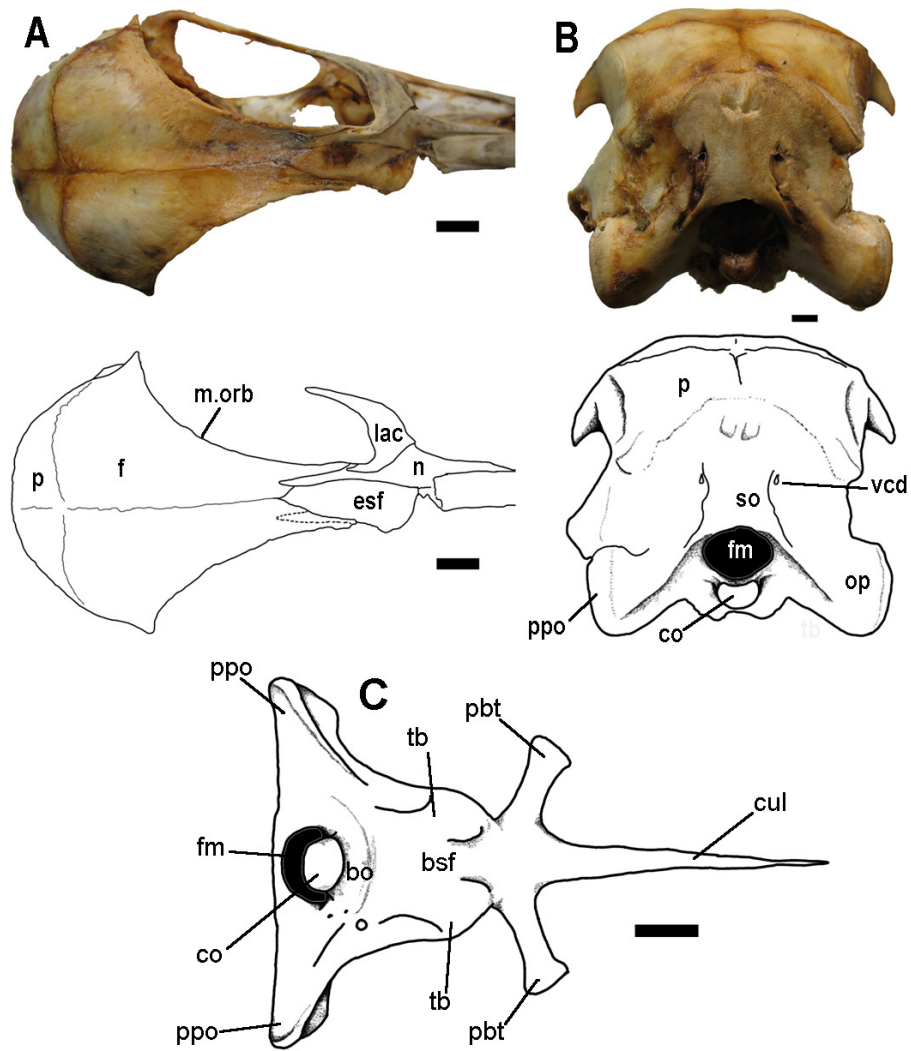


Fig. 2.19. *Rhea americana*. Neurocráneo en vista dorsal (A) y posterior (B) y basicráneo en vista ventral (C). Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

Fig. 2. 20. *Adeopapposaurus mognai*. Cráneo (PVSJ 610) en vista posterior (A) y Dorsal (B). Basicráneo (PVSJ 568) en vista lateral derecha. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

Tabla de medidas (en mm.) del neurocráneo de los terópodos estudiados.

	f L	tc. L	tc. orb	fst. L	co A	co H	fm A	fm H	D. tb	D. pbt	D. tb-pbt	bc H	nc H	so H	ppo L	ppo P	bar A	t.olf L
<i>Abelisaurus</i> MPCA 11.098	135*	184	189	77,5	54	47	30	19°	98	120	88	90	230°	95°	142	45	6	69
<i>Aucasaurus</i> MCF-PVPH 236	115*	165*	140	75*	35	32	?	?	?	?	?	?	?	55*	?	?	10	45
<i>Albertosaurus</i> TMP 81.10.01	95	207°	145	100°	46°	40°	16°	25°	50°	65°	90	108	254°	91	124	75	6	?
<i>Celurosaurio</i> MCF-PVPH 411	85	118	98	125	36	27	26	26	57	72	71	108	170	64	75	41	13	15
<i>Carnotaurus</i> MACN-CH 894	148*	220	200*	96	48	45	38	31	93	85	52	100	230	88	97	55	8	70
<i>Daspletosaurus</i> TMP 2001.36.01	170	340	180	160	?	?	?	?	?	187	100	200	?	86	160	88	17	?
<i>Giganotosaurus</i> MUCPV-CH 1	120	240*	238	120	98	82	30	32°	62*	31?	75*	117	255	131	?	65	98	75
<i>Gorgosaurus</i> TMP 94.12.602	137	240	155	125	60	52	30	22	115	140	100	115	215	80	120	90	15	?
<i>Herrerasaurus</i> PVSJ 407	69	94	58	57,5	16	11°	12°	13°	15	27	36	32*	68	24*	26	16	19	?
<i>Piatnitzkysaurus</i> PVL 4073	106	?	46*	?	34	26	25	20	30	27	54	44	82*	20*	?	29	20	?
<i>Sinraptor</i> IVPP 10600	143	181	143	150*	55	43,5	29	25	53	100	82	147	276	82	90	61	42	18
<i>Troodon</i> TMP 82.19.23	104	150	88	50	13	11	?	?	20	42	41	50	116	?	32	28	3	9
<i>Tyrannosaurus</i> IBM	?	?	?	150	108	43	47	30	142	220	72*	180	450	136	166	155	11	?
<i>Tyrannosaurus</i> LACM 150167	200*	?	266	?	112	78	43	47	181	143	?	140	418	162	234	165	?	27
<i>Zupaysaurus</i> PULR 076	106*	139*	74	42	?	?	?	?	?	?	?	34*	82*	43*	50	24	16	?

Referencias. f.L: longitud del frontal sin procesos nasales; tc.L: longitud del techo craneano; tc.orb: techo craneano, ancho interorbitario; fst.L: fosa supratemporal; longitud; co: cóndilo occipital (A: ancho, H: alto); fm: foramen magno (A: ancho, H: alto); D.tb: distancia entre tubérculos basales; D.pbt: distancia entre procesos basipterigoideos; D.tb-pbt: distancia entre tubérculos basales y procesos basipterigoideos; bc H: basicráneo, altura; nc H: neurocráneo, altura; so H: supraoccipital, altura; col. A: columna, ancho; ppo L: proceso paroccipital, profundidad; bst A: barra sagital, ancho medido en el contacto frontoparietal; \*incompleto. °deformado \*estimado



### 3. EL NEUROCRÁNEO DE LOS TERÓPODOS REGISTRADOS EN LA ARGENTINA

#### 3.1. Metodología descriptiva: Introducción al estudio del neurocráneo

##### 3.1.1. Delimitación semántica

“[...] Los distintos autores aplican los términos "neurocráneo", "condrocráneo", etc., asignándoles un contenido desigual. Las designaciones que se adoptan en este texto concuerdan hasta cierto grado con las que figuran en los tratados de D'Acona (1945), de Beer (1945), Walter (1945), Messer (1947) y Grasse (1948), para los cuales el neurocráneo no es sino aquella parte del cráneo que circunda al cerebro y los órganos de los sentidos adyacentes a él, independientemente del carácter y la historia embriológica de sus componentes”. Gavrilov, 1959 (Tratado de anatomía y fisiología comparadas: IV, Esqueleto. pág. 224)

**Neurocráneo/neurocranium.** Teniendo en cuenta que casi la totalidad de la bibliografía sobre la anatomía neurocraneana de los dinosaurios, y particularmente de los terópodos, se encuentra publicada en Inglés, el término que más se ha popularizado para denominar esta región particular del cráneo es *braincase* (caja o estuche cerebral para el cerebro). Si bien en los trabajos más antiguos (e.g. Osborn, 1912) se utilizaron dos palabras separadas (e.g. *brain case*), con el tiempo se transformó en una única palabra compuesta, que denota claramente la idea de una cubierta ósea, con paredes laterales, piso y techo, para la contención y protección del cerebro o más precisamente, para el encéfalo. El equivalente en Castellano frecuentemente utilizado en textos de anatomía comparada de los vertebrados es el término **caja craneana** (e.g. Kardong, 1999), si bien una traducción más literal del término *braincase* sería **caja cerebral** o **cráneo cerebral** (*cranium cerebrale*, en anatomía aviana). Sin embargo dicha terminología no existe prácticamente en la bibliografía en castellano sobre dinosaurios en general. Los términos generalmente utilizados como sinónimos de *braincase* en la literatura específica en Castellano son caja craneana (e.g. Powell, 1986 (Tesis doctoral en Castellano)) y en algunos casos, aunque utilizado en forma errónea, el término menos inclusivo **basicráneo** (Bonaparte, 1986 [resumen en Castellano]; Coria y Currie, 2002b; García *et al.*, 2008; Filippi y Garrido, 2006; Paulina Carabajal, 2005; Paulina Carabajal y Salgado,

2007; Paulina Carabajal *et al.*, 2006). En algunos trabajos se encuentra el término **condrocráneo** (*chondrocranium*) (e.g. Galton, 1984, 1985a,b), pero su utilización no está generalizada en los textos dedicados a la descripción de elementos óseos craneanos en general, debido a que se trata de un término empleado en embriología, y que por definición implica la exclusión de los elementos de origen dérmico parietales, frontales y paraesfenoides.

En cuanto al término **neurocráneo** (o *braincase*), algunos autores, probablemente teniendo en consideración el origen embrionario de los elementos que lo componen, solo describen los elementos óseos endocondrales, excluyendo a los parietales y frontales, que son descritos en forma separada. En esos casos, es evidente que se considera al neurocráneo como el condrocráneo embrionario osificado (e.g. Allain, 2002; Goodrich, 1958; Kardong, 1999 [versión en castellano]; Romer, 1970, 1976). En otros casos, la descripción del neurocráneo (o *braincase*) incluye los elementos del techo craneano parietales y frontales (e.g. Coria y Currie, 2002a; Currie y Zhao, 1993a,b; Raath, 1977, Wilson *et al.*, 2003). En este último caso, se considera al término *neurocranium* como sinónimo de *braincase* y en su concepción más amplia: incluyendo todos los elementos óseos que rodean el encéfalo incluidos los parietales y frontales (Herring, 1993; Gavrilov, 1959; Kardong, 1998 [versión en Inglés]; Stucchi *et al.*, 2003). Como sinónimos se encuentran además ambos términos repetidas veces en diccionarios de la red (e.g. <http://www.fishbase.org>; <http://www.pharmalexicon.com>; <http://www.answers.com>; <http://en.wikipedia.org>, entre otros). Como fuera mencionado anteriormente, el término neurocráneo es frecuente en la bibliografía específica, por lo que no es ajeno para el lector. Se trata además de una única palabra, lo cual favorece su reiterada utilización en el texto. En este contexto no parece desacertado utilizar en la presente Tesis el término neurocráneo (*neurocranium*) en su sentido más amplio, y como traducción y sinónimo de los términos *braincase* y caja craneana respectivamente.

Bajo estas condiciones, se entiende al neurocráneo como la estructura que comprende todos los **elementos óseos que rodean y protegen el encéfalo y órganos de los sentidos independientemente de su origen embrionario**.

### 3.1.2. El neurocráneo de los Theropoda. Conceptos generales

El neurocráneo está compuesto por un conjunto de elementos óseos cuya función primordial es la protección del encéfalo y órganos encargados de los sentidos del olfato, la visión, la audición y el equilibrio. Se trata de una caja ósea anteroposteriormente desarrollada, que consta de paredes laterales, posterior, techo y piso (Fig. 3.1). Los elementos óseos que componen el neurocráneo se desarrollan a partir de diversos centros de osificación, los cuales son principalmente de origen endocondral o autostósico (osifican a partir del condrocráneo embrionario), con excepción de los elementos que forman el techo craneano y el proceso cultriforme, que son de origen dérmico o alostósico (Currie, 1997a; Gavrilov, 1959; Goodrich, 1958; Kardong, 1998, 1999; Romer, 1970, 1976). Ciertos elementos óseos del neurocráneo co-osifican tempranamente durante la ontogenia (Currie, 1997a), conformando los denominados complejos óseos exoccipital-opistótico (“otoccipital”, Sampson y Witmer, 2007), basiesfenoides-paraesfenoides (“parabasiesfenoides” Gower y Weber, 1998), supraoccipital-epiótico y proótico-epiótico. En estos complejos, no se observan suturas incluso en individuos juveniles, con muy raras excepciones como son el contacto exoccipital-opistótico visible en el prosaurópodo *Adeopapposaurus* sp. (PVSJ 610) (Martínez, en prensa) y en los terópodos *Baryonyx* (Charig y Milner, 1997), *Gallimimus bullatus* (Osmólska *et al.*, 1972), “*Syntarsus*” sp. (Raath, 1977) y *Coelophysis* sp. (Colbert, 1989), y también el contacto proótico-epiótico visible en el endocráneo de *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH 236) y *Daspletosaurus* sp. (TMP 2001.36.01). En etapas ontogenéticas avanzadas, la totalidad de los elementos neurocraneos suelen fusionarse de forma casi completa, de manera que en el neurocráneo de un individuo adulto prácticamente no se observan suturas entre elementos, excepto tal vez entre el techo del neurocráneo y las paredes laterales.

**Elementos dermales.** Los elementos de origen dérmico del neurocráneo pueden ser pares (parietales y frontales) o impares (paraesfenoides). El techo del neurocráneo está formado por los parietales posteriormente y frontales anteriormente (Fig. 3.1). El cuerpo del proceso cultriforme, por su parte, está conformado por el paraesfenoides, que contacta posteriormente con el basiesfenoides, al que está firmemente fusionado.

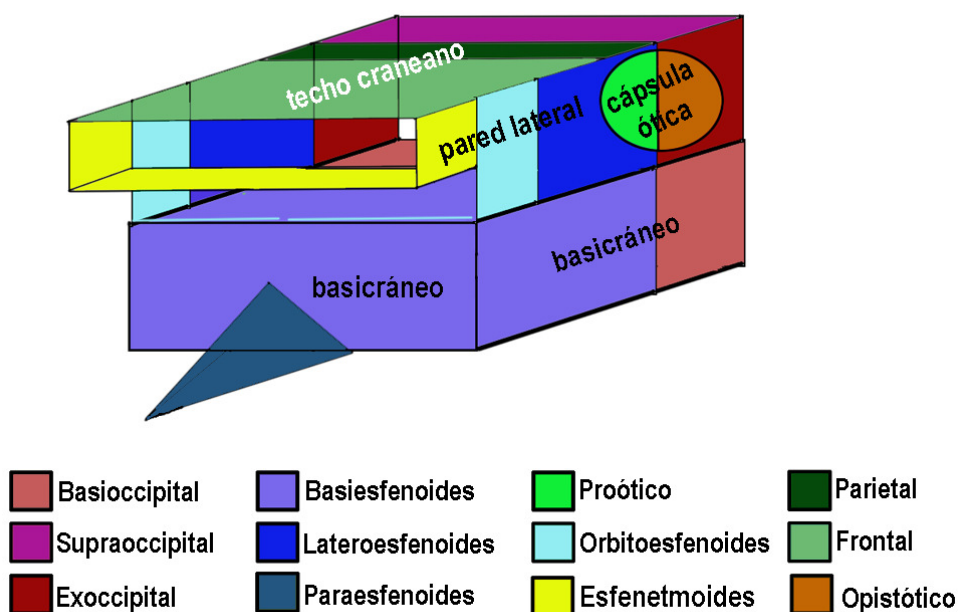


Fig. 3.1. Esquema simplificado del neurocráneo mostrando la disposición de los distintos elementos que lo componen (modificado de la regionalización del neurocráneo de Gavrilov, 1959).

**Elementos endocondrales.** Los elementos de origen endocondral forman la pared occipital, el piso y las paredes laterales del neurocráneo (Fig. 3.1). Los elementos pares en la pared lateral son los **proóticos**, **lateroesfenoides**, **orbitoesfenoides** y los elementos **etmoidales**, mientras que los **exoccipitales** forman la pared occipital, a ambos lados del foramen magno. Los elementos impares forman el resto de la pared occipital, el **supraoccipital** dorsalmente y el **basioccipital** ventralmente, mientras que el piso de la cavidad endocraneana (basicráneo) está formado por el basioccipital y principalmente por el **basiésfenoides**. El complejo etmoidal (**esfenetmoides**, **mesetmoides** y en algunos casos **septoésfenoides**), encierra el tracto olfatorio y los bulbos olfatorios, estando estos últimos separados por un septo medial (mesetmoides). En la mayoría de los terópodos en los que el complejo etmoidal se preservó osificado, este está compuesto por elementos pares e impares (esfenetmoides y mesetmoides respectivamente) (Ali *et al.*, 2008), fusionados fuertemente entre sí.

### 3.1.2. El neurocráneo de los Theropoda. Conceptos generales

Si bien la descripción del neurocráneo de los terópodos en esta Tesis se hizo por elemento óseo y no por regiones, a efectos de una mejor comprensión de la anatomía neurocraneana en general, se incluye a continuación una descripción del neurocráneo por regiones, basada en un esquema clásico de Gavrilov (1959). El neurocráneo puede dividirse en 4 regiones, denominadas occipital, eseno-parietal-ótica, fronto-orbitaria y naso-etmoidal (Fig. 3.1). Estas regiones están formadas en los diversos grupos de vertebrados por los mismos elementos óseos, los cuales mantienen una determinada relación topográfica entre ellos, además de cómo se mencionara anteriormente, una estrecha relación con los nervios craneanos que los atraviesan (Currie, 1997a). Estos dos parámetros (relación topográfica entre los elementos óseos y ubicación de los forámenes craneanos) se utilizan para proceder a la identificación, estudio y comparación de los componentes neurocraneanos cuando la fusión entre ellos es completa (Fig. 3.2). Para los recesos neumáticos, se adopta la nomenclatura propuesta por Witmer (1997).

#### 3.1.2.1. Región occipital

La región occipital es la región posterior o aboral del neurocráneo, formada ventralmente por el **basioccipital**, dorsalmente por el **supraoccipital**, y lateralmente por los **exoccipitales** derecho e izquierdo. Estos tres elementos, forman la pared occipital o posterior del neurocráneo a la vez que delimitan los márgenes del **foramen magno**, espacio por el que la médula espinal ingresa a la cavidad endocraneana. En una vista occipital del neurocráneo, las estructuras que se observan son el **cóndilo occipital**, proceso generalmente de forma bulbosa mediante el cual el cráneo articula con la primera vértebra del cuello o Atlas; los **procesos paraoccipitales**, que son importantes proyecciones posterolaterales del neurocráneo y los **tubérculos basales**, proyecciones ventrales al cóndilo occipital (Fig. 3.2B).

En la mayoría de los terópodos, el **foramen magno** está delimitado ventralmente por el basioccipital, lateralmente por ambos exoccipitales y dorsalmente por el supraoccipital. La participación del supraoccipital en el margen dorsal del foramen magno varía según el taxón, siendo reducida en algunos casos

debido al acercamiento de ambos exoccipitales hacia la línea media o incluso ausente cuando los exoccipitales se encuentran sobre el margen dorsal del foramen magno (e.g. *Syntarsus* sp. (Raath, 1977; Tykoski, 1998)). Ambos exoccipitales pueden formar dos pequeñas estructuras en forma de pestañas para el contacto con la primera vértebra sobre el margen laterodorsal del foramen magno (Rauhut, 2004). Cuando la sutura entre el exoccipital y el supraoccipital se pierde por fusión, estas estructuras pueden utilizarse como indicadores del punto de contacto entre ambos elementos sobre el margen dorsal del foramen magno.

El **supraoccipital** es un elemento que se dispone en forma vertical en la mayoría de los terópodos, si bien puede estar inclinado posteroventralmente en algunos terópodos (e.g. *Sinraptor*, carcharodontosáuridos, algunos celurosaurios). El desarrollo dorsoventral del supraoccipital por encima del foramen magno varía en los diversos taxones, pudiendo acompañar o no posteriormente el desarrollo dorsal de la cresta nuchal hasta su extremo más distal. La protuberancia supraoccipital es una estructura generalmente longitudinal, que varía en forma y tamaño relativos con respecto al cuerpo del supraoccipital en los distintos taxones (Fig. 3.2B). En la protuberancia supraoccipital se inserta el *m. transversospinalis capitis*, que participa en los movimientos de dorsiflexión de la cabeza (Snively, 2006). A cada lado del supraoccipital, delimitado entre este y la base del ala posterolateral del parietal, abre el foramen para la vena cerebral *capitis dorsalis* (Fig. 3.2B). Este par de venas, atraviesan anteroventralmente el supraoccipital y/o el parietal para desembocar en el seno venoso longitudinal (Sedlmayr, 2002), en el sector más posterodorsal de la cavidad endocraneana.

El **epiótico** es un elemento que se fusiona al supraoccipital en etapas tempranas de la ontogenia por lo que no se reconoce como elemento individual incluso en terópodos juveniles (Currie, 1997a). Una excepción a esto podría estar dándose en el terópodo *Dilophosaurus wetherilli* (UCMP 37302) como fuera ilustrado, con dudas, por Welles (1984). Si bien el contacto entre el epiótico y el supraoccipital no suele reconocerse en los neurocráneos, sí lo es en algunos casos el contacto endocraneal entre este y el proótico, sobre la cara anterior de la eminencia vestibular (e.g. *Aucasaurus*, *Daspletosaurus*).

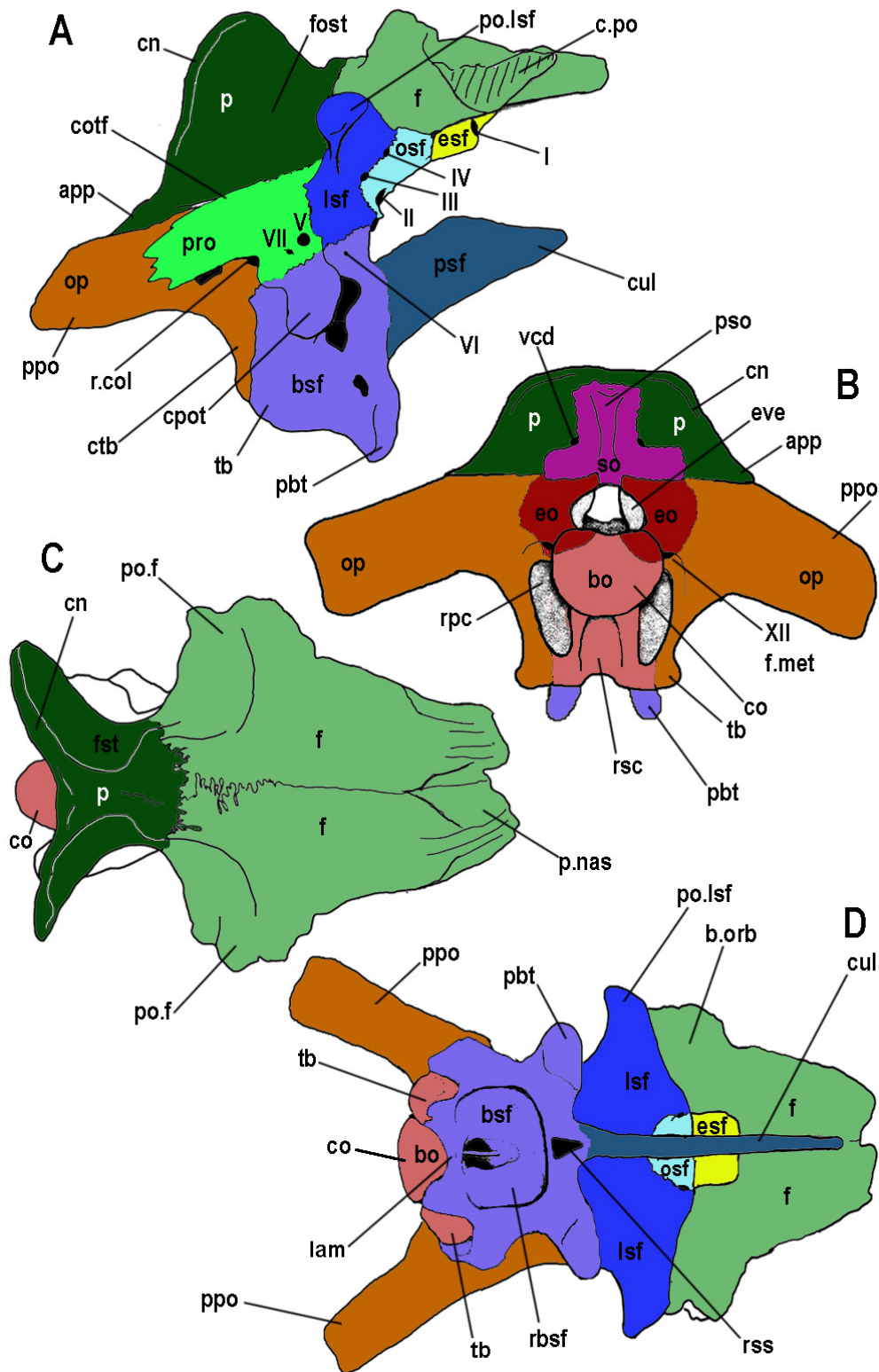


Fig. 3.2. Neurocráneo hipotético de Theropoda en vista lateral derecha (A), posterior (B), dorsal (C) y ventral (D). Sin escala. Referencias de color: ídem Fig. 3.1. Abreviaturas en pág. 19.

En la mayoría de los terópodos, el cuerpo del **cóndilo occipital** está compuesto principalmente por el basioccipital, mientras que los exoccipitales participan laterodorsalmente en la formación del mismo. Si bien el grado de participación de los exoccipitales puede variar, en general no supera el tercio de la superficie total del cóndilo (Fig. 3.2B). Los exoccipitales están excluidos de la formación del cóndilo en *Syntarsus* sp. (Raath, 1977). En individuos adultos, la fusión entre el basioccipital y los exoccipitales frecuentemente es total y no es posible identificar una sutura sobre la superficie del cóndilo occipital.

Lateralmente al cuello del cóndilo occipital, abren en la superficie del exoccipital el o los forámenes del **nervio craneano XII** y el **foramen metótico**, este último delimitado entre el exoccipital y la rama ventral del opistótico o **crista tuberalis** (Fig. 3.2B). En algunos terópodos (e.g. *Piatnitzkysaurus*, *Allosaurus*, *Abelisaurus*, *Aucasaurus*, *Daspletosaurus* y *Tyrannosaurus*) estos forámenes abren en el interior de una pequeña depresión subcircular, la cual no corresponde al llamado receso paracondilar, que puede desarrollarse o no. Generalmente, se observan entre uno y dos forámenes craneanos para las ramas del nervio XII, contándose hasta tres en *Troodon* sp. (Currie, 1985). Los nervios IX a XI abandonan la cavidad endocraneana a través del foramen metótico (foramen yugular), si bien es poco lo que se sabe de estos nervios y de la forma en la que abandonan la cavidad endocraneana en la mayoría de los terópodos. En el endocráneo, los nervios IX u XI pueden tener un foramen separado del resto (e.g. carcharodontosáuridos), o bien el nervio IX abandona la cavidad endocraneana a través del mismo foramen que los otros nervios, pero sale al exterior a través de un pequeño foramen en la cara lateral del neurocráneo, en estrecha relación con el receso columelar, como en cocodrilos actuales (Iordansky, 1973; obs. pers. en *Caiman yacare*). En aves actuales, los nervios craneanos IX a XI abandonan la cavidad endocraneana a través de un único y profundo receso, la *fovea ganglii vagoglosofaringealis*, y desembocan externamente en el denominado receso parabasal (Baumel y Witmer, 1993), en al menos dos forámenes separados (obs. pers. *Rhea americana*).

Los **procesos paraoccipitales** son conspicuas proyecciones en forma de espada, que divergen posterolateralmente desde la pared occipital del neurocráneo



(Fig. 3.2A,B). Están formados por el complejo exoccipital-opistótico, par de elementos que se fusionan muy tempranamente durante la ontogenia en todos los terópodos (Currie, 1997a). Si bien el exoccipital participa formando la base de la cara posterior del proceso paraoccipital, es el opistótico el componente principal del cuerpo de la estructura, así como también de la *crista tuberalis*. Distalmente, el proceso paraoccipital de cada lado contacta con los huesos craneanos escamoso, parietal y cuadrado (Currie 1997a), delimitando con éstos una fenestra posttemporal muy reducida, en algunos casos al tamaño de un foramen (e.g. *Troodon*). La cara posteroventral de los procesos paraoccipitales ofrece una superficie de inserción para los músculos *semispinalis capitis*, *epistrophenocapitis lateralis*, *epistrophenocapitis medialis* y *rectus capitis lateralis*, los que permiten los movimientos de flexión dorsal, lateral y ventrolateral de la cabeza respectivamente (Snively, 2006). Los procesos paraoccipitales más profundos se observan en los tiranosáuridos, mientras que en la mayoría de los ceratosaurios y tetanuros basales, la altura del proceso no supera en dos veces la altura del foramen magno (Fig. 3.2B). Anteriormente, el opistótico contacta con la rama posterior del proótico, sobre la cara lateral del neurocráneo, delimitando con este una abertura generalmente de forma triangular: el receso columelar (indicado como receso estapedial o “ventana oval” en numerosos trabajos) (Fig. 3.2A). En algunos terópodos (e.g. *Sinraptor*, algunos tiranosáuridos), se desarrolla en el opistótico un receso timpánico caudal, delimitado entre este y el proótico, y ubicado por detrás del receso columelar (Fig. 3.3A).

La *crista tuberalis* (*metotic strut*) conforma una lámina o cresta que se proyecta ventralmente desde la base del proceso paraoccipital hasta alcanzar, generalmente, el extremo distal de los tubérculos basales, a los que contacta lateralmente pero sin formar parte de los mismos. En vista lateral, este sector laminar y triangular del opistótico queda comprendido posteroventralmente al proótico y posteriormente al basiesfenoides (Fig. 3.2A). La profundidad de la *crista tuberalis* varía en los diferentes taxones, pero en la mayoría de los terópodos está bien desarrollada y se proyecta posterolateralmente, separando claramente las caras lateral y occipital del neurocráneo (Figs. 3.2A,B)

Los **tubérculos basales** son un par de proyecciones que se dirigen ventralmente desde el cóndilo occipital en la mayoría de los terópodos, si bien están fuertemente posteroventralmente proyectados en *Sinraptor* (Currie y Zhao, 1993b) y en carcharodontosáuridos (Coria y Currie, 2002a) (Fig. 2.2B). Los tubérculos basales están generalmente constituidos tanto por el basioccipital posteriormente como por el basiesfenoides anteriormente (este último en mayor o menor grado), con pocas excepciones. En *Acrocanthosaurus*, el basioccipital no participa en la formación de los tubérculos (Allain, 2002; Currie y Carpenter, 2000; Rauhut, 2003). Los tubérculos basales están unidos entre sí por una lámina transversal, la **lámina basituberal** (Bakker *et al.*, 1988), constituida generalmente por el basiesfenoides (Fig. 3.2D). Dependiendo del grado de fusión entre los tubérculos, estos pueden o no reconocerse individualmente en vista posterior. Cuando no están fusionados, los tubérculos basales son en general estructuras columnares, ligeramente expandidas distalmente, mientras que en el caso de estar firmemente fusionados, conforman una placa vertical de forma cuadrangular en vista posterior (e.g. abelisáuridos, *Troodon*). Los tubérculos basales, ofrecen distalmente una superficie de inserción para los músculos cervicales que permiten algunos de los movimientos de flexión lateral (e.g. m. *rectus capitis dorsalis*) y de flexión dorsoventral (e.g. m. *longissimus capitis profundus*) de la cabeza (Baumel y Witmer, 1993; Snively, 2006).

**Forámenes.** Los forámenes craneanos que se observan en la región occipital son el foramen magno, los forámenes para la vena cerebral *capitis dorsalis* a ambos lados del supraoccipital, el/los forámenes para el nervio craneano XII en el exoccipital a ambos lados del cóndilo, y el foramen metótico.

**Recesos neumáticos.** Ventralmente y lateroventralmente al cóndilo occipital pueden desarrollarse los **recesos subcondilar** y **paracondilar** respectivamente (e.g. *Piatnitzkysaurus*) (Fig. 3.3B). El **receso timpánico caudal**, se desarrolla sobre la cara anterior del proceso paraoccipital de algunos terópodos (e.g. *Sinraptor*, *Gorgosaurus*), excavado en el opistótico y delimitado entre el opistótico y la rama posterior del proótico, posteriormente al receso columelar (Fig. 2.3A, 3.3A).

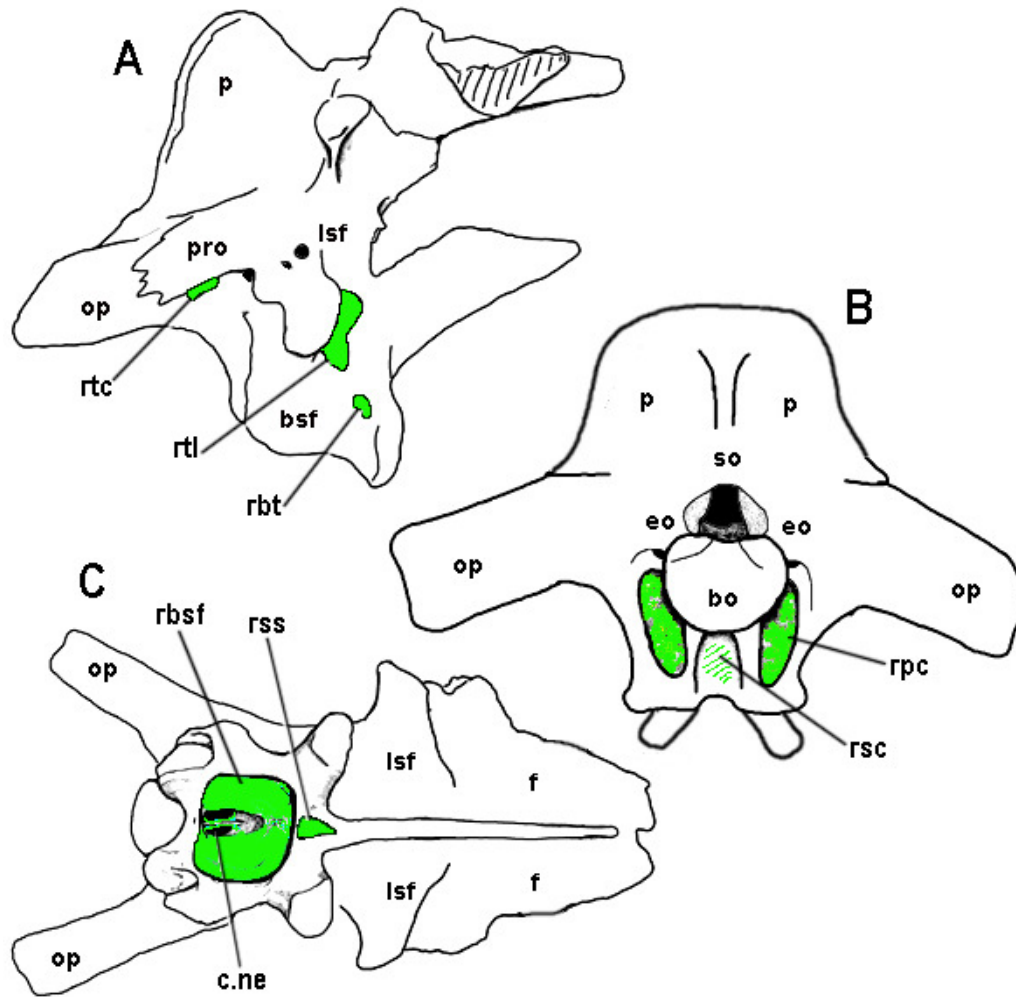


Fig. 3.3. Neurocráneo hipotético mostrando los principales recesos neumáticos reconocidos en el neurocráneo de los terópodos no avianos (marcados en verde) en vista lateral (A), posterior (B) y ventral (C). Sin escala. Abreviaturas en pág. 19.

### 3.1.2.2. Región esfeno-parietal-ótica

La región esfeno-parietal-ótica es anterior a la región occipital. En este sector, las paredes laterales del neurocráneo están formadas por el **proótico** y el sector posterior del **lateroesfenoides**, el piso está formado por el **basiesfenoides**, y el **parietal** cierra dorsalmente con su contraparte la bóveda craneana (Figs. 3.1 y 3.2). La cápsula ótica se localiza en esta región y está conformada por tres elementos (**proótico**, **epiótico** y **opistótico**), de los cuales solo el epiótico no se identifica externamente en el neurocráneo, excepto tal vez por *Dilophosaurus wetherilli* (Welles, 1984). El epiótico y el opistótico se fusionan al supraoccipital y al

exoccipital respectivamente durante estadios ontogenéticos tempranos. En algunos casos se observa en la cavidad endocraneana una sutura vertical sobre la eminencia vestibular, que corresponde al contacto entre el proótico y epiótico. Las estructuras que se reconocen en la región esfeno-parietal-ótica son la **cresta nuchal** formada por el parietal, la **barra sagital** que se desarrolla sobre la línea media del techo craneano separando ambas **fosas supratemporales**, el **proceso postorbital del lateroesfenoides** que es una proyección lateral transversal para el contacto con el postorbital, la **cresta preótica** (*preotic pendant*) que es una proyección aliforme en la cara lateroventral del basicráneo, los **procesos basipterigoideos**, que se proyectan anteroventralmente desde la base del basicráneo, y el **proceso cultriforme** que es una delgada proyección anterior del basicráneo formada por el complejo basiesfenoides-paraesfenoides. Endocranealmente, se reconocen la **eminencia vestibular** (pared medial de la cápsula ótica) y el **receso flocular** sobre la pared lateral, mientras que en el piso puede desarrollarse una eminencia medular. Entre los forámenes internos del nervio XII y la eminencia vestibular, se desarrolla un receso profundo y elongado a través del cual abandonan la cavidad endocraneana los nervios IX-XI, la **fovea ganglii vagoglossofaryngealis**, que se corresponde externamente con el foramen metótico, con algunas excepciones.

Los **parietales** techan el sector posterior de la cavidad endocraneana (Fig. 3.2C). Suelen fusionarse entre sí durante estadios ontogenéticos tempranos, por lo que en individuos adultos no se reconoce generalmente una sutura interparietal visible (Currie, 1997a). Los parietales están ampliamente excavados dorsalmente por las fosas supratemporales, cuyos márgenes internos o mediales pueden estar separados en mayor o menor grado por una **barra sagital** o bien pueden confluir sobre la línea media formando una verdadera **cresta sagital**. La presencia de la cresta sagital en los Theropoda (e.g. toodóntidos, tiranosáuridos) es un carácter derivado dentro del grupo (Currie y Zhao, 1993b). Cuando no se desarrolla una cresta sagital, la superficie dorsal expuesta del parietal- la barra sagital- puede ser ancha y plana (e.g. *Herrerasaurus*, numerosos tetanuros basales, ornitomímidos), o bien puede ser angosta, al menos sobre el parietal (e.g. neoceratosaurios, algunos celurosaurios).

La **cresta nugal** está constituida por el parietal. Es una estructura laminar, perpendicular al plano axial, que se desarrolla en el sector posterior del techo craneano (Fig. 3.2A-C). En la mayoría de los terópodos, la cresta nugal se ubica sobre un plano vertical, excepto en los carcharodontosáuridos (e.g. *Giganotosaurus*) donde está inclinada posteroventralmente. El borde dorsal de la cresta nugal ofrece posteriormente una amplia superficie de inserción para los músculos del cuello (e.g. *m. splenius capitis*, *m. transversospinalis capitis* (también con inserción sobre el supraoccipital)) que permiten los movimientos de dorsiflexión de la cabeza (Snively, 2006). El extremo laterodistal de la cresta nugal, denominado **ala posterolateral del parietal**, se adelgaza y se apoya dorsalmente sobre la base del proceso paraoccipital de su mismo lado, contactando de esta manera con el opistótico (Fig. 3.2A,B).

El **proótico** contacta posteriormente con el opistótico, ventralmente con el basiesfenoides, anteriormente con el lateroesfenoides y dorsalmente con el parietal y ocasionalmente con el frontal (Fig. 3.2A). El proótico emite una rama posterior con la que contacta el opistótico, delimitando con este los márgenes del **receso columelar**. A través de esta abertura, pasa la columela (*columnilla auris*), cuyo pie contacta internamente con la membrana de la ventana oval transmitiendo las vibraciones desde la membrana timpánica al oído interno. En los terópodos donde se ha preservado, la columela es una varilla plana y larga, que no supera los 3 mm de ancho en los terópodos más grandes como *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01), mientras que es de aproximadamente 2 mm en *Herrerasaurus* (PVSJ 407), reafirmando que las dimensiones del oído interno (en particular el diámetro de los canales semicirculares) no varían con el tamaño del animal, manteniendo en todos los grupos de vertebrados un tamaño relativo similar (Squires, 2004). Si bien no es común que la delicada columela que transmite los sonidos de la membrana timpánica al oído interno se preserve en los fósiles, sí lo es el surco dejado por ésta sobre el opistótico en la pared medial del receso columelar, el **surco columelar** (estapedial). Sobre el opistótico pueden quedar marcadas las impresiones dejadas por elementos vasculares como las arterias estapedial y tempororbital (Sedlmayr, 2002). El proótico participa en mayor o menor grado, junto con el basiesfenoides, en la formación de la **cresta preótica** (*preotic pendant*): proyección lateroventral de forma alar en la que se insertan los músculos que elevan el hueso pterigoides del paladar (Fig. 3.2A). La

**cresta subótica**, pequeño proceso alar del proótico, se desarrolla por detrás de la cresta preótica en algunos terópodos (e.g. *Piatnitzkysaurus*, *Allosaurus*, algunos tiranosáuridos), separando el receso columelar de los forámenes craneanos V y VII (Fig. 2.10A). Endocranealmente el proótico forma el sector anterior de la pared medial de la cápsula ótica o **eminencia vestibular** (Fig. 3.2B). El **receso flocular** se desarrolla en todos los terópodos (Chatterjee, 1993), sobre la cara rostral de la eminencia vestibular y es relativamente del mismo tamaño en la mayoría de los terópodos, excepto en maniraptores (e.g. troodontidos) y aves actuales donde este receso alcanza grandes proporciones. El tamaño del receso flocular es un indicador del tamaño del lóbulo flocular del cerebelo, encargado de la integración neuronal de información sensorial necesaria para el balance y equilibrio (Witmer *et al.*, 2003).

El **basiesfenoides** es un elemento medial que contacta posteriormente con el basioccipital, dorsolateralmente con el proótico y con el lateroesfenoides y anteriormente con el paraesfenoides (Fig. 3.2D). Constituye la mayor parte del basicráneo, formando el piso de la cavidad endocraneana, en la **fosa medular** (Fig. 3.5). En la cara lateral del basicráneo se observa la cresta preótica, mencionada anteriormente, formada distalmente por el basiesfenoides. Esta cresta recubre un sector de la cara lateral del basiesfenoides que siempre está relacionado con la presencia del **foramen de la arteria carótida interna**, y en algunos casos con el desarrollo del **receso timpánico lateral**. El basiesfenoides participa anteriormente en la formación de los tubérculos basales, y constituye los procesos basipterigoideos en su totalidad (Fig. 3.2D). Los **procesos basipterigoideos** se proyectan ventralmente desde el basicráneo pudiendo ser largos o cortos, sólidos o huecos, en forma de dedo o lateralmente comprimidos, dependiendo del taxón. Están separados de los tubérculos basales por un sector del basiesfenoides que puede ser plano y liso (e.g. *Herrerasaurus*, *Troodon*), o estar ampliamente excavado por un receso basiesfenoidal (e.g. *Allosaurus*, abelisáuridos, tiranosáuridos). Solo en los espinosáuridos (e.g. *Irritator challengerii*, Sues *et al.*, 2002), los procesos basipterigoideos no están separados de los tubérculos basales, encontrándose adyacentes a éstos. Distalmente, los procesos basipterigoideos poseen una o dos facetas de articulación para el hueso pterigoideos.

Endocranealmente, el basiesfenoides forma el piso del sector anterior y medio de la fosa medular, el cual se interrumpe anteriormente en el **dorsum sellae**, donde forma el borde posterior del **foramen infundibular**. Esta abertura de gran tamaño comunica ventralmente la cavidad endocraneana con la **fosa pituitaria**, espacio que alojaba la glándula homónima y otros tejidos blandos (Fig. 3.5). En algunos terópodos (e.g. *Piatnitzkysaurus*) se desarrolla en el piso de la fosa medular la **eminencia medular** (Huene, 1908), pequeña cresta longitudinal medial cerca del contacto con el basioccipital. Justo por detrás del **dorsum sellae** y a cada lado de la línea media, se encuentran los 2 forámenes internos a través de los cuales el nervio craneano **VI** abandona la cavidad endocraneana. En los terópodos la fosa pituitaria es una cavidad más bien globosa excavada verticalmente en el basiesfenoides, a diferencia de las fosas elongadas y posteroventralmente proyectadas de los saurópodos. Sobre la pared posterior de la fosa pituitaria, desembocan posteroventralmente ambas carótidas internas, ya sea mediante aberturas separadas (e.g. abelisáuridos) o mediante una única abertura (e.g. *Piatnitzkysaurus*, tiranosáuridos, *Troodon*). En algunos casos, dorsolateralmente al/los forámenes de las carótidas internas, abre el par de forámenes de salida del nervio craneano VI cuando en su trayecto hacia el exterior desde la cavidad endocraneana, atraviesa la fosa pituitaria (e.g. *Piatnitzkysaurus*). Cuando el nervio craneano VI no ingresa a la fosa pituitaria, atraviesa el basiesfenoides lateralmente a la fosa y desemboca en un foramen en la pared lateral del basicráneo (Fig. 2.2A). La pared anterior de la fosa pituitaria puede permanecer cartilaginosa, o puede estar osificada y presentar una abertura, que en los casos donde hay un septo interorbitario osificado/calcificado, queda virtualmente separada en dos partes, una derecha y otra izquierda por el borde posterior de dicho septo (e.g. abelisáuridos). Esta abertura, a través de la cual el nervio craneano VI (en los casos en que penetra en la fosa) y otros elementos vasculares abandonan anteriormente la fosa pituitaria, se indica como “ventana interorbitaria” en algunos trabajos, mientras que en otros la ventana interorbitaria corresponde a una abertura en el septo interorbitario que comunica ambos lados entre sí. En esta Tesis, la abertura que comunica anteriormente la fosa pituitaria con el exterior recibe el nombre de **fenestra pituitaria anterior** (Fig. 3.5). Anteriormente el basiesfenoides está firmemente fusionado al **paraesfenoides** (Fig. 3.2A,D).

Forámenes. Sobre la cara lateral del neurocráneo se observa el **receso columelar** y los forámenes craneanos **V**, **VI** y **VII** (Fig. 3.2A). El foramen del nervio craneano V (Trigémico), está delimitado anteriormente por el lateroesfenoides y posteriormente por el proótico, si bien en algunos terópodos el lateroesfenoides no participa en la formación del mismo, como es el caso de *Troodon* (Currie, 1985; Currie y Zhao, 1993a). Todas las ramas del Trigémico pueden utilizar una única abertura (V), o bien la rama oftálmica (V<sub>1</sub>) de este nervio puede tener un foramen independiente del foramen maxilomandibular (V<sub>2,3</sub>). En este caso, el foramen de la rama oftálmica es de menor tamaño y se ubica por delante del foramen maxilomandibular, en el lateroesfenoides (e.g. tiranosáuridos). Un estado intermedio, en el que la rama oftálmica no se ha separado por completo y el foramen V presenta forma de ocho debido a una constricción que evidencia la eminente separación, se observa en el neurocráneo de algunos terópodos (e.g. *Sinraptor dongi* (Currie y Zhao, 1993a) y algunos megalosáuridos). Posteroventralmente al foramen V o V<sub>2,3</sub> y siempre de menor diámetro que este, se encuentra en el proótico el foramen del nervio craneano VII (Facial). Un caso particular se da en la mayoría de los tiranosáuridos, donde si bien el foramen VII se ubica posteroventralmente al V como en el resto de los terópodos, ambos forámenes abren en el interior de un profundo receso, cuya abertura externa es la única abertura que se ve en una vista lateral del neurocráneo (e.g. *Daspletosaurus*, *Tyrannosaurus*).

Recesos neumáticos. Los recesos neumáticos que pueden estar presentes son el **receso basiesfenoidal**, cavidad neumática excavada ventralmente en el basiesfenoides, el **receso subselar**, excavado ventralmente en el basiesfenoides y ubicado por delante de los procesos basipterigoideos, el **receso basipterigoideo** sobre la cara lateral del proceso basipterigoideo, el **receso timpánico lateral** excavado sobre la cara lateral del basiesfenoides y el **receso timpánico caudal** excavado en el opistótico, en la cara rostral del proceso paraoccipital (Fig. 3.3). Cuando está bien desarrollado, el **receso basiesfenoidal** es una amplia depresión excavada sobre la cara ventral del basiesfenoides (e.g. *Piatnitzkysaurus*, abelisáuridos) (Fig. 3.3C). Este receso está delimitado posteriormente por la lámina basituberal, que une ambos tubérculos basales, y anteriormente por la lámina transversal o puente óseo que une ambos procesos basipterigoideos (Fig. 3.2D). Esta



cavidad neumática, puede portar a su vez uno o dos forámenes neumáticos (e.g. *Piatnitzkysaurus*, *Sinraptor*, tiranosáuridos) que en algunos casos se proyectan internamente posterodorsalmente hasta alcanzar el nivel del cuello del cóndilo occipital (Fig. 3.3C). El o los forámenes del receso basiesfenoidal y su correlato con cavidades neumáticas internas en el basiesfenoides, se corresponden en muchos aspectos con el sistema de Eustaquio medio (Iordansky, 1973; Witmer, 1997). El **receso subselar** se desarrolla ventralmente en la base del proceso cultriforme, por delante del receso basiesfenoidal y separado de este por el puente óseo que une ambos procesos basipterigoideos (Fig. 3.3C). De estar presente, el receso subselar puede ser pequeño y solo observarse en vista ventral (e.g. *Allosaurus*), o puede estar además ampliamente desarrollado anterodorsalmente, de manera tal que se observa parcialmente en vista anterior, ventralmente al proceso cultriforme (e.g. abelisáuridos, tiranosáuridos). El **receso basipterigoideo** es una cavidad neumática que se desarrolla en la base del proceso homónimo (Fig. 3.3A), la cual probablemente se cierre al exterior en el individuo adulto (ver Capítulo 5). La presencia de este receso no implica necesariamente que el proceso basipterigoideo sea hueco, ni su ausencia que el proceso es sólido. El **receso timpánico lateral**, afecta la cara lateral del basiesfenoides, quedando parcialmente recubierto por la cresta preótica (Fig. 3.3A). Puede estar muy reducido, afectando apenas la abertura del foramen de la carótida interna (e.g. *Sinraptor*, celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, tiranosáuridos), o bien puede estar ampliamente excavado, conformando una depresión de bordes netos, que puede estar subdividida en cámaras (e.g. *Piatnitzkysaurus*, abelisáuridos, *Troodon*). Finalmente, está el **receso timpánico caudal**, que se desarrolla en base de la cara anterior del proceso paraoccipital en algunos terópodos (e.g. *Sinraptor*, tiranosáuridos). Si bien esta cavidad neumática afecta únicamente al opistótico, la abertura externa está delimitada entre este y la rama posterior del proótico (Fig. 3.2A).

### 3.1.2.3. Región fronto-orbitaria

En esta región del neurocráneo, las paredes laterales están formadas por los huesos **lateroesfenoides** y **orbitoesfenoides**, el piso está formado por el sector más anterior del **basiesfenoides** (descrito en la región anterior), mientras que los

**frontales** cierran la bóveda craneana. El **paraesfenoides** es el componente principal del cuerpo del proceso cultriforme. Las estructuras que se reconocen en esta región son el **proceso postorbital del frontal** y el **proceso postorbital del lateroesfenoides**, los procesos basipterigoideos (descritos en la región anterior) y el proceso cultriforme.

Los **frontales** son elementos óseos importantes en tamaño y pueden estar fusionados o no entre sí, reconociéndose en la mayoría de los casos la sutura interfrontal sobre la línea media. Contactan posteriormente con los parietales, lateralmente con los huesos craneanos postorbital y lagrimal, anteriormente con los nasales, anterolateralmente con los prefrontales y ventralmente con el lateroesfenoides y el orbitoesfenoides (Fig. 3.2A,C). Anteriormente, los frontales desarrollan sendos procesos nasales, que en el cráneo articulado quedan cubiertos por los nasales (Fig. 3.2C). En todos los terópodos, los frontales están afectados posteriormente por las fosas supratemporales en mayor o menor grado, dependiendo del taxón. A su vez, como la separación entre ambas fosas varía, el ancho transversal de la barra sagital que las separa (formada anteriormente por los frontales) también varía. Al nivel del margen anterior de la fosa supratemporal, se desarrolla lateralmente el **proceso postorbital del frontal**, el cual puede estar fuertemente proyectado del margen lateral del frontal (e.g. *Troodon*) o no (e.g. *Allosaurus*). La cercanía entre el postorbital y el lagrimal determina el grado de participación del frontal en el margen orbitario. Dicha participación del frontal en el margen dorsal de la órbita puede ser amplia (e.g. *Herrerasaurus*, *Zupaysaurus*, *Piatnitzkysaurus*, *Troodon*), o puede ser muy restringida (e.g. *Sinraptor*, tiranosáuridos). En abelisáuridos y carcharodontosáuridos, el frontal queda totalmente excluido del margen orbitario por el contacto entre postorbital y lagrimal, y por la presencia de un hueso palpebral (Coria y Currie, 2006), respectivamente. La superficie dorsal del frontal es lisa en la mayoría de los terópodos, si bien presenta una marcada ornamentación en los abelisáuridos, donde además el frontal puede formar estructuras en forma de domo o cuerno, que pueden ser pares (e.g. *Carnotaurus*) o mediales (e.g. *Majungasaurus*). Características del frontal tales como la forma, el largo anteroposterior, el grado de participación en la formación del margen dorsal de la órbita y de la fosa supratemporal, la forma del proceso postorbital y la presencia y

características de la ornamentación externa pueden, en su conjunto, caracterizar determinados grupos de terópodos (Currie, 1987). La cara ventral del frontal usualmente lleva las impresiones de los hemisferios cerebrales, el tracto olfatorio, y al nivel de los procesos nasales, las impresiones de los bulbos olfatorios (Fig. 3.5).

El **lateroesfenoides** contacta dorsalmente con parte del parietal y con el frontal, posteriormente con el proótico, ventralmente con el basiesfenoides y anteriormente con el orbitoesfenoides (Fig. 3.2A). En el sector posterior del lateroesfenoides, el **proceso postorbital del lateroesfenoides** es una proyección lateral y transversal, generalmente en contacto con el frontal o cerca del contacto fronto-parietal, que delimita anteriormente la fosa supratemporal y ofrece una superficie de contacto lateral para el postorbital (Fig. 3.2A,D). Esta proyección maciza de hueso puede ser deprimida dorsoventralmente, en cuyo caso se adhiere a la cara ventral del frontal sin sobresalir demasiado en relieve (e.g. carcharodontosáuridos, *Sinraptor dongi*), o puede ser de sección transversal subcircular o subtriangular destacándose como una estructura con aspecto de dedo (e.g. *Allosaurus*, tiranosáuridos). Anteroventralmente a la base de este proceso, puede estar presente una pequeña depresión que marca el contacto con el hueso epipterigoides (Fig. 2.10A). El lateroesfenoides conforma el margen posterior de los forámenes craneanos **III** (Oculomotor) y **IV** (Troclear). Endocranealmente, solo para *Syntarsus rhodensis* (Raath, 1977) y *S. kayentakatae* (Tykoski, 1998) se menciona un contacto medial entre ambos lateroesfenoides por encima del *dorsum sellae*, mientras que en el resto de los terópodos con neurocráneo conocido, estos elementos no participan de la formación del piso de la cavidad endocraneana.

El **orbitoesfenoides** contacta dorsalmente con el frontal, posteriormente con el lateroesfenoides, ventromedialmente con su contraparte y anteriormente con los elementos etmoidales, que raramente están osificados (e.g. tiranosáuridos, abelisáuridos). El orbitoesfenoides conforma el margen anterior de los forámenes craneanos **III** y **IV**, de los cuales generalmente el foramen craneano **III** es el de mayor diámetro. El foramen craneano **II** (Óptico) está incluido en el orbitoesfenoides (Fig. 3.2A). El foramen craneano **II** de cada lado se ubica cerca de la línea media, pudiendo estar separados (e.g. *Acrocanthosaurus*, (Stovall y Langston, 1950)) o

confluentes en una única abertura (e.g. *Sinraptor*, tiranosáuridos). Anteriormente, los orbitoesfenoides se unen ventromedialmente y delimitan, junto con el frontal, la abertura a través de la cual pasa el tracto olfatorio, indicada en las ilustraciones como foramen craneano **I** (olfatorio), cuando no hay elementos etmoidales preservados. En los carcharodontosáuridos, el orbitoesfenoides aparentemente es desplazado ventralmente por el lateroesfenoides, por lo que no toma contacto con los elementos etmoidales osificados.

El **paraesfenoides** es un elemento impar de origen dérmico, que constituye la mayor parte del cuerpo del **proceso cultriforme**, cuya función es la de sostener el septo interorbitario. Está firmemente fusionado al basiesfenoides formando el complejo parabasiesfenoidal, por lo que la utilización de términos como rostro basiesfenoidal o rostro paraesfenoidal no es recomendable dada su connotación respecto a la composición ósea de la estructura. El proceso cultriforme se proyecta anteromedialmente desde el basicráneo, por delante de los procesos basipterigoideos y la fosa pituitaria (Fig. 3.2A,D). En la mayoría de los terópodos no avianos el proceso cultriforme es una estructura sólida, excepto en troodontidos y oviraptóridos, donde la base del mismo es bulbosa y neumática (Makovicky y Norell, 2004; Osmólska *et al.*, 2004). En los terópodos de pequeño tamaño el proceso cultriforme suele tener forma de lápiz y se proyecta anteriormente y en forma horizontal, mientras que en los terópodos de grandes dimensiones, el proceso suele ser más bien comprimido lateralmente, laminar y se proyecta anterodorsalmente (Rauhut, 2003). El **septo interorbitario** es resultado de la calcificación u osificación del septo interorbitario cartilaginoso, y no está formado por el paraesfenoides. Permanece cartilaginoso en la mayoría de los Theropoda, excepto en neoceratosaurios y carcharodontosáuridos.

Forámenes. Los forámenes que se reconocen en esta región son el foramen craneano II, totalmente incluido en el orbitoesfenoides, y los forámenes III y IV entre el orbitoesfenoides y el lateroesfenoides. Cuando los elementos etmoidales no se preservan osificados, la abertura delimitada entre el frontal y ambos orbitoesfenoides corresponde al nervio I, más específicamente para el tracto olfatorio.

### 3.1.2.4. Región naso-etmoidal

Es la región más anterior del neurocráneo, comprendida por los elementos llamados “etmoidales” (**esfenetmoides**, **mesetmoides** y **septoefenoides**) y los **procesos nasales de los frontales**, los cuales cierran dorsalmente la cavidad en esta región. Los elementos etmoidales raramente se preservan en los fósiles, debido a que probablemente permanecerían en estado cartilaginoso en el individuo adulto (Romer, 1968). En ocasiones se reconocen sin embargo el esfenetmoides + mesetmoides fusionados (e.g. abelisáuridos, *Sinraptor*, carcharodontosáuridos, tiranosáuridos), mientras que el septoefenoides solo fue descrito para *Acrocanthosaurus* (Welles y Langston, sin publ.). El **esfenetmoides** contacta posteriormente con el orbitoesfenoides y dorsalmente con el frontal, al que puede estar firmemente fusionado o no. El esfenetmoides conforma las paredes laterales y ventral de las cavidades ocupadas por el tracto olfatorio y por los bulbos olfatorios. Anteriormente, el esfenetmoides puede presentar forma de herradura (e.g. *Sinraptor*) o de anillo (e.g. abelisáuridos, carcharodontosáuridos, tiranosáuridos), cuando el esfenetmoides de cada lado emite una proyección medial que se une a su contraparte sobre la línea media. En este caso, el frontal queda excluido del techo de la cavidad de los bulbos olfatorios. Un septo medial, formado por el **mesetmoides** (Ali *et al.*, 2008), separa las cavidades ocupadas por los bulbos olfatorios. Este septo internasal se proyecta anteriormente por delante del esfenetmoides, adosado ventralmente al frontal. En los terópodos en los que se han preservado elementos etmoidales osificados, se observan 4 distintas situaciones (Fig. 3.4).

**1)** Entre el esfenetmoides y el orbitoesfenoides puede haber una osificación extra formando las paredes de la cavidad del tracto olfatorio denominada **septoefenoides**, reconocida únicamente en *Acrocanthosaurus* (Stovall y Langston, 1950; Welles y Langston s/publ.) (Fig. 5B). **2)** el esfenetmoides tiene forma de herradura, no está fusionado al frontal, y no contacta con el orbitoesfenoides ya que hay un espacio sin osificar entre ambos (e.g. Celurosaurio indet. MCF-PVPH-411, *Sinraptor* (IVPP 10600)) (Fig. 3.5C). **3)** En los tiranosáuridos (e.g. *Tyrannosaurus* LACM 150167) y en *Piveteausaurus* (Taquet y Welles, 1977), el esfenetmoides está bien desarrollado anteroposteriormente y contacta directamente con el orbitoesfenoides mediante una sutura transversal bien definida (Fig. 3.5D). Este último caso, presenta el interrogante

de si el septoesfenoides está ausente o completamente fusionado al esfenetmoides o al orbitoesfenoides. 4) Finalmente, en los carcharodontosáuridos y neoceratosaurios, los elementos etmoidales, bien desarrollados anteroposteriormente, se encuentran totalmente fusionados tanto al orbitoesfenoides como al septo interorbitario (Fig. 3.5A). En este caso, no existen suturas visibles a lo largo de toda la estructura, por lo que no es posible discernir la presencia o ausencia del septoesfenoides. En los casos donde no se preserva esfenetmoides ni septo interorbitario, se estima que dichas estructuras habrían permanecido cartilaginosas. La presencia de un septo interorbitario osificado está directamente relacionada con la presencia de elementos etmoidales osificados, pero no viceversa.

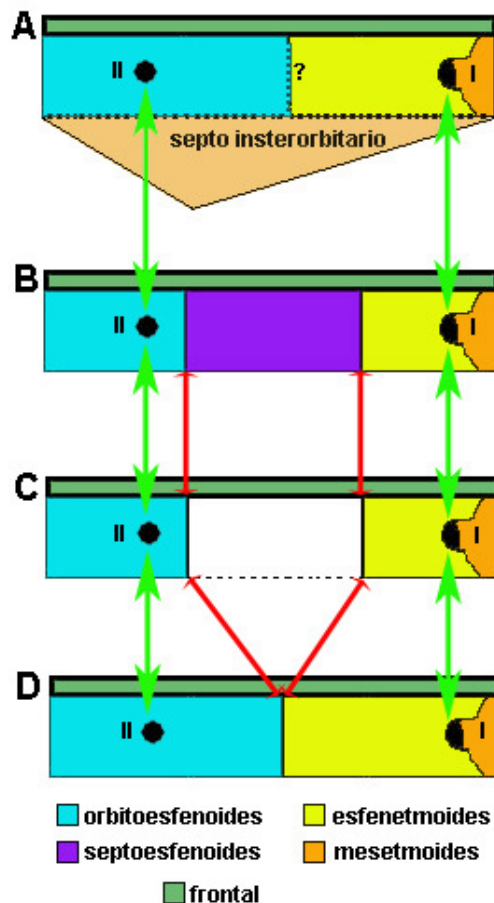


Fig. 3.4. Esquema de la región esfenoidal del neurocráneo en vista lateral derecha, mostrando la relación del frontal con los elementos etmoidales osificados en carcharodontosáuridos y neoceratosaurios (A), *Acrocantosaurio* sp. (Welles y Langston s/publ) (B), *Sinraptor* (IVPP 10600) y el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 (C), *Piveteausaurus* (Taquet y Welles, 1977) y en tiranosáuridos (e.g. TMP 2001.36.01) (D). I, II: forámenes craneanos.

#### 3.1.2.4. Huesos neumáticos

Si bien aspectos del sistema neumático del cráneo han sido descriptos para numerosas familias de terópodos (Chure y Madsen, 1996), la evolución de la neumaticidad del cráneo y específicamente del neurocráneo de los terópodos es aún poco comprendida. En la superficie del neurocráneo, se reconocen recesos neumáticos cuyo origen e identificación es bastante consensuada (ver Witmer, 1997), pero muchos elementos óseos pueden ser internamente neumáticos (e.g. basioccipital, basiesfenoides, paraesfenoides, opistótico, proótico, supraoccipital y en algunos casos frontal y parietal), y solamente el uso de tomografías computadas ha permitido el reconocimiento de estos últimos en numerosos taxones. La neumaticidad del neurocráneo se presenta tanto en individuos de pequeños como grandes, y está altamente desarrollada tanto en taxones derivados del Cretácico Superior, como son los grandes tiranosáuridos o los pequeños troodontidos (Currie y Zhao, 1993a) y oviraptóridos (Makovicky y Norell, 2004), así también como en ceratosaurios basales como el coelophysoideo *Syntarsus kayentakatae* (Tykoski, 1998) del Jurásico Temprano. Los principales recesos neumáticos reconocidos por Witmer (1997) para los terópodos, ya fueron mencionados para las diversas regiones del neurocráneo.

#### 3.1.2.5. Endocráneo

La cavidad endocraneana es el espacio delimitado por los elementos que forman el neurocráneo, en el que se alojaba el encéfalo y otros tejidos blandos (Fig. 3.5). La preservación de moldes endocraneanos de Theropoda, obtenidos por preservación natural o mediante el uso de tomografías computadas, es escasa, conociéndose para pocos taxones como *Acrocanthosaurus atokensis* (Franzosa y Rowe, 2005), *Allosaurus fragilis* (Rogers, 1998), *Bambiraptor* sp. (Burnham, 2004), *Carcharodontosaurus saharicus* (Larsson, 2001), *Ceratosaurus nasicornis* (Sanders y Smith, 2005), *Giganotosaurus carolinii* (Paulina Carabajal y Canale, 2007), *Majungasaurus crenatissimus* (Giffin, 1989; Sampson y Witmer, 2007), *Syntarsus kayentakatae* (Raath, 1977), *Tarbosaurus bataar* (Maleev, 1965), *Troodon* sp. (Currie, 1985, Russell, 1969) *Tyrannosaurus rex* (Osborn, 1912; Brochu, 2000, 2003; Stokstad, 2005; Witmer y Ridgely, en prensa) y algunos oviraptóridos

(Osmólska, 2004). En la mayoría de los terópodos, el molde endocraneano no necesariamente refleja la morfología del encéfalo, ya que el volumen de la cavidad endocraneana ocupado por el encéfalo varía de un 50-100% dependiendo del taxón, estando el espacio restante ocupado por otros tejidos blandos (vasculares, grasos, fluidos) (Hopson, 1979). De cualquier manera, las principales regiones del encéfalo y los nervios craneanos pueden reconocerse en el molde endocraneano. Algunos autores consideran que la presencia de impresiones vasculares sobre las paredes y techo de la cavidad endocraneana en algunos terópodos maniraptores (e.g. troodontidos, oviraptoridos) indica que las meninges eran delgadas, por lo que el encéfalo estaría rellenando toda la cavidad (Evans, 2005; Osmólska, 2004). En los terópodos estudiados, solo se reconocieron impresiones vasculares, poco numerosas, en las paredes laterales del tiranosáurido *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01), que no corresponde a un individuo totalmente adulto.

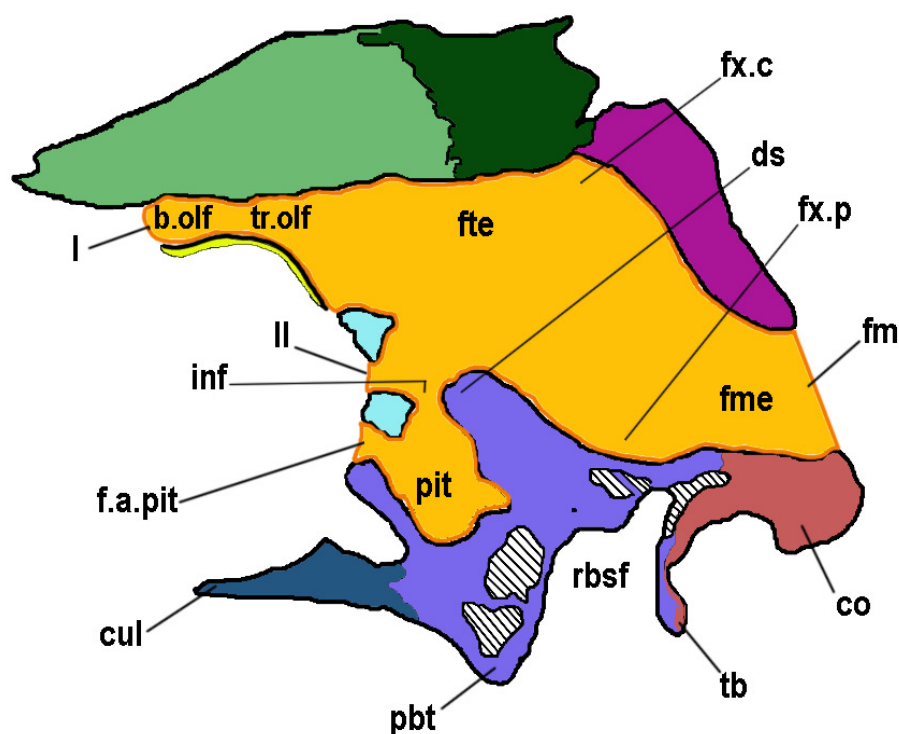


Fig. 3.5 Corte sagital del neurocráneo de un terópodo (basado en MCF-PVPH 411), mostrando la morfología de la cavidad endocraneana (en anaranjado). Referencias de color idem Fig. 3.1. Abreviaturas en pág. 19.



En la cavidad endocraneana, así como en el encéfalo mismo, se reconocen tres sectores, que corresponden a las cavidades del cerebro posterior, cerebro medio y cerebro anterior (Fig. 3.5). El ángulo entre el cerebro posterior y el cerebro medio se denomina **flexura pontina**, mientras que el ángulo formado entre el cerebro medio y el cerebro anterior se denomina **flexura cefálica** (Larsson, 2001). Probablemente esta asignación, que corresponde a partes del encéfalo, no sea del todo adecuada para las partes del molde endocraneano, sobre todo si este no refleja fehacientemente la morfología de dicho encéfalo (Hopson, 1979). El piso de la fosa medular corre desde el foramen mango hasta el *dorsum sellae*. Sobre el piso de la fosa medular, puede desarrollarse una eminencia medular, cresta longitudinal medial que separaba sagitalmente y ventralmente la *medula oblongata*. Por delante del *dorsum sellae* está el foramen infundibular, que comunica la cavidad endocraneana con la fosa pituitaria ventralmente (Fig. 3.5). Sobre las paredes laterales de la cavidad endocraneana, se destaca la eminencia vestibular, que aloja en su interior el laberinto óseo del oído interno. Sobre la cara anterior de la eminencia vestibular se desarrolla en todos los terópodos el receso flocular, donde se alojaba la aurícula del cerebelo. En los terópodos maniraptores (e.g. troodontidos) y en aves actuales, el receso flocular está relativamente más desarrollado. En el sector anterior de la cavidad endocraneana se encuentra el conducto del tracto olfatorio, el cual puede ser corto (e.g. *Sinraptor*, tiranosáuridos) o relativamente largo (e.g. abelisáuridos, carcharodontosáuridos). En el extremo distal de la cavidad del tracto olfatorio, se encuentra el par de cavidades de los bulbos olfatorios (separadas por el septo internasal formado por el mesetmoides), los cuales divergen levemente entre sí.

**Forámenes craneanos y vasculares.** La mayoría de los nervios craneanos atraviesan la pared lateral del neurocráneo, con excepción del nervio VI, cuyos forámenes se localizan en el piso de la fosa medular, en el basiesfenoides, por detrás del *dorsum sellae*. Endocranealmente, se observan de atrás hacia delante los siguientes forámenes internos:

**Foramen craneano XII:** dependiendo del taxón puede tratarse de uno (e.g. *Giganotosaurus*), dos (e.g. tiranosáuridos) o tres (e.g. *Troodon*) forámenes, los cuales suelen tener forma semilunar, si bien externamente son circulares.

**Foramen craneano XI:** en la mayoría de los terópodos el foramen se encuentra dentro de la *fovea ganglii vagoglossofaryngealis* (que se corresponde externamente con el foramen metótico). Sin embargo, el foramen XI abre por delante del foramen XII en *Giganotosaurus*, si bien externamente el nervio desemboca en el foramen metótico junto con el IX y X.

**Ducto endolinfático:** localizado dorsalmente al foramen XII, cerca del umbral del foramen magno. Estos forámenes no tienen correspondencia con ningún foramen en el exterior del neurocráneo.

**Vena cerebral *capitis dorsalis*:** delimitados entre el supraoccipital y el parietal, el par de forámenes abre posterodorsalmente en la fosa medular, en relación a un seno vascular longitudinal dorsal.

**Fovea ganglii vagoglossofaryngealis (forámenes craneanos IX-X-XI):** salen de la cavidad endocraneana a través de una depresión elongada verticalmente, la *fovea ganglii glosopharyngealis*, la cual se desarrolla posteroventralmente a la eminencia vestibular. En algunos terópodos se trata de un único foramen (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411). Estos nervios desembocan externamente en el foramen metótico (foramen yugular) en la mayoría de los terópodos. En algunos casos, el nervio IX se separa del resto y sale al exterior a través de un foramen en la cara lateral del neurocráneo, en estrecha relación con el receso columelar (oído medio).

**Foramen craneano VIII:** abre ventralmente sobre la eminencia vestibular. Generalmente se trata de dos forámenes de muy pequeño diámetro.

**Forámenes craneanos VII y V:** abren por delante de la eminencia vestibular. El foramen V es de mayor diámetro, y el foramen VII siempre se dispone posterior o posteroventralmente a este. El nervio V puede presentar un foramen separado para la rama oftálmica, en cuyo caso se denominan foramen maxilomandibular ( $V_{2,3}$ ) y foramen de la rama oftálmica ( $V_1$ ) respectivamente. En algunos casos, si bien la rama oftálmica tiene un

foramen separado, abandona la cavidad endocraneana a través del mismo foramen que las ramas mandibular y maxilar, por lo que endocranealmente hay un solo foramen para el Trigémino (e.g. tiranosáuridos).

**Forámenes craneanos IV y III:** estos forámenes generalmente se disponen dorsal y ventralmente respectivamente. De estar alineados horizontalmente, no están muy separados entre sí. El foramen craneano III presenta generalmente un diámetro mayor.

**Vena cerebral medial:** pequeño foramen localizado dorsalmente en el lateroesfenoides, cerca del contacto con el frontal. En los neurocráneos donde no está presente, la vena cerebral medial abandona la cavidad endocraneana a través del foramen V (Rauhut, 2003).

**Foramen craneano II:** incluido completamente en el orbitoesfenoides, en algunos casos el par de forámenes confluye en una única abertura ventromedial. Justo por detrás de la/las aberturas hay una pequeña depresión oval correspondiente probablemente al quiasma óptico.

**Foramen craneano I:** es el foramen más anterior. Sus márgenes están delimitados por el esfenetmoides y el mesetmoides. Cuando los elementos etmoidales no se preservan osificados, la gran abertura delimitada entre el frontal dorsalmente y ambos orbitoesfenoides lateroventralmente, se indica generalmente como nervio I, y corresponde al tracto olfatorio.

**Elemento de vascularización del tracto olfatorio:** en los terópodos con neurocráneos que preservan elementos etmoidales osificados, pueden en algunos casos reconocerse uno o dos pares de forámenes que comunican el conducto del tracto olfatorio con el exterior, y que corresponden a elementos de vascularización (ver en este Capítulo, sección 3.2.6: *Giganotosaurus*).

### 3.2. El neurocráneo de los Theropoda de la Argentina. Descripciones.

En los últimos años y bajo los conceptos de la metodología cladística, los terópodos argentinos han sido incluidos en numerosos análisis filogenéticos contribuyendo en el esclarecimiento de algunos de los pasos en la evolución del clado (ver Capítulo 4). El siguiente cladograma, es meramente orientativo y muestra las relaciones filogenéticas de los terópodos registrados en la Argentina con neurocráneo preservado, en un contexto taxonómico y temporal (Fig. 3.6).

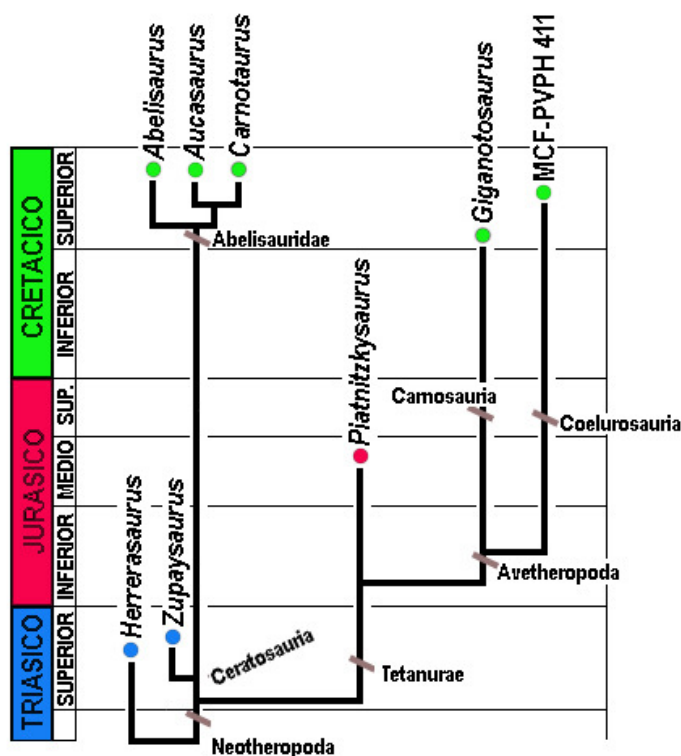


Fig. 3.6. Cladograma simplificado de los terópodos argentinos estudiados (modificado de Holtz *et al.*, 2004; Novas, 1992; Rauhut, 2003; Tykoski y Rowe, 2004; Smith *et al.*, 2007a).

A continuación, se describen los neurocráneos de los Theropoda registrados en la Argentina, empezando por el Triásico (*Herrerasaurus* y *Zupaysaurus*), Jurásico (*Piatnitzkysaurus*) y finalizando con el Cretácico (*Giganotosaurus*, el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 y los abelisáuridos *Abelisaurus*, *Aucasaurus* y *Carnotaurus*). Los taxones de la misma familia estarán agrupados.

### 3.2.1 *Herrerasaurus ischigualastensis* Reig, 1963



Fig.3.7. *Herrerasaurus ischigualastensis* (PVSJ 407). Cráneo en vista lateral derecha. Escala: 10cm.

#### Paleontología sistemática

DINOSAURIA Owen 1842

SAURISCHIA Seeley, 1887

THEROPODA Marsh, 1881

HERRERASAURIDAE Benedetto, 1973

*Herrerasaurus* Reig, 1963

*Herrerasaurus ischigualastensis* Reig, 1963

(Figs. 3.7-3.14)

**Material:** PVSJ 407. El material estudiado corresponde a un cráneo articulado (Fig. 3.7). El neurocráneo se preserva en forma parcial, articulado con el resto de los elementos craneanos. De este se preservan: parietales, frontales, supraoccipital, exoccipitales, basioccipital, basiesfenoides, proótico y lateroesfenoides.

**Localidad y Horizonte:** Valle de Ischigualasto, Provincia de San Juan. Formación Ischigualasto (Carniano), Triásico Superior de la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión (Stipanovic, 1983).

### **Descripción**

El neurocráneo de *Herrerasaurus* (PVSJ 407) se encuentra articulado con el resto de los elementos craneanos, situación que dificulta en gran manera la observación de algunos de los elementos óseos y estructuras que lo componen, principalmente en el sector anterolateral y lateral del mismo. El material presenta cierto grado de deformación del tipo cizalla, con las fuerzas actuando sobre el eje longitudinal del cráneo, lo que resultó en una elevación del lado derecho con respecto al izquierdo, que está a su vez levemente hundido. El lado derecho del neurocráneo, es sin embargo, el que menos deformación presenta. El grado de fusión alcanzado entre los elementos que componen el neurocráneo, en el que prácticamente no hay suturas visibles, estaría indicando que se trata de un individuo adulto o subadulto (Fig. 3.7). El sector anterior de las paredes laterales del neurocráneo (orbitoesfenoides y parte más anterior del lateroesfenoides) no se preserva en el material. El sector posterior del lateroesfenoides está preservado, pero ambos huesos pterigoides se encuentran articulando lateralmente con el basicráneo impidiendo la observación de este elemento. Este ejemplar ha sido descrito previamente por Sereno y Novas (1993).

### **Parietales**

Cada parietal contacta anteriormente con los frontales, posteriormente con el supraoccipital, posterolateralmente con el opistótico y ventralmente con el proótico. No hay suturas visibles entre estos elementos.

El parietal es un elemento axialmente largo y dorsalmente plano. La superficie del hueso es lisa y no se observa ornamentación, si bien presenta numerosas fracturas y algo de erosión (Fig. 3.9). La sutura interparietal no es nítida, en parte debido a la baja calidad de preservación de material y a que probablemente los parietales estén fusionados entre sí. De todas formas, el contacto interparietal se distingue en la superficie del techo craneano como un delgado surco longitudinal, que se vuelve más claro anteriormente.

La fenestra supratemporal es de forma subcircular con el eje mayor orientado anteroposteriormente. Sin embargo, el eje mayor de la fosa supratemporal es oblicuo.

Los márgenes mediales de las fosas supratemporales están ampliamente separados entre sí por una barra sagital de 19 mm de ancho transversal, la cual se ensancha levemente anteriormente (Fig. 3.9). La cresta en forma de “V” que ilustran Sereno y Novas (1993, fig. 7B, pág. 460) sobre el extremo posterior de la barra sagital, se observa en el material como una cresta bien preservada solamente en el lado derecho mientras que la rama del lado izquierdo no está presente (Fig. 3.8). Esta ausencia podría deberse a cuestiones de preservación, ya que la superficie del parietal presenta algo de erosión. Sin embargo, medialmente a la cresta preservada, el hueso está hundido, y es este hundimiento el que resalta dicha cresta, por lo que existe la posibilidad de que la misma sea producto de una deformación.

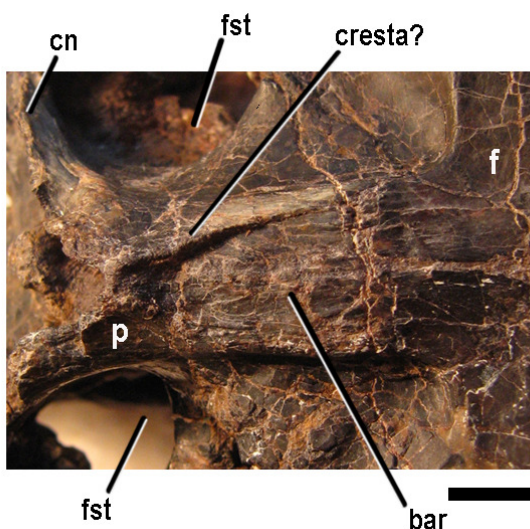


Fig. 3.8. *Herrerasaurus ischigualastensis* (PVSJ 407). Techo craneano en vista dorsal, detalle de la barra sagital que separa ambas fosas supratemporales. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

La cresta nual de *Herrerasaurus* es baja (su profundidad apenas supera la altura del foramen magno), pero está bien definida (Fig. 3.10). En vista dorsal tiene forma de “V”, con el vértice apuntando hacia delante (Fig. 3.9). La cresta nual es tan baja como la región interorbital del frontal, incluso algo mas baja que esta, de manera tal que en vista posterior del neurocráneo es posible observar parte del sector posterior del techo craneano y del frontal (Fig. 3.10). El ala posterolateral del parietal es larga y medianamente profunda. Esta se apoya ampliamente sobre el opistótico, en el borde dorsal de la base del proceso paraoccipital, delimitando junto con este el margen

mediolateral de la fenestra posttemporal (Figs. 3.10, 3.12). Por detrás de la cresta nugal, el parietal contacta el supraoccipital mediante una sutura nítida que se observa ampliamente en vista posterior (Fig. 3.10), mientras que lateralmente, el contacto sutural entre el parietal y el proótico no se observa por fusión.

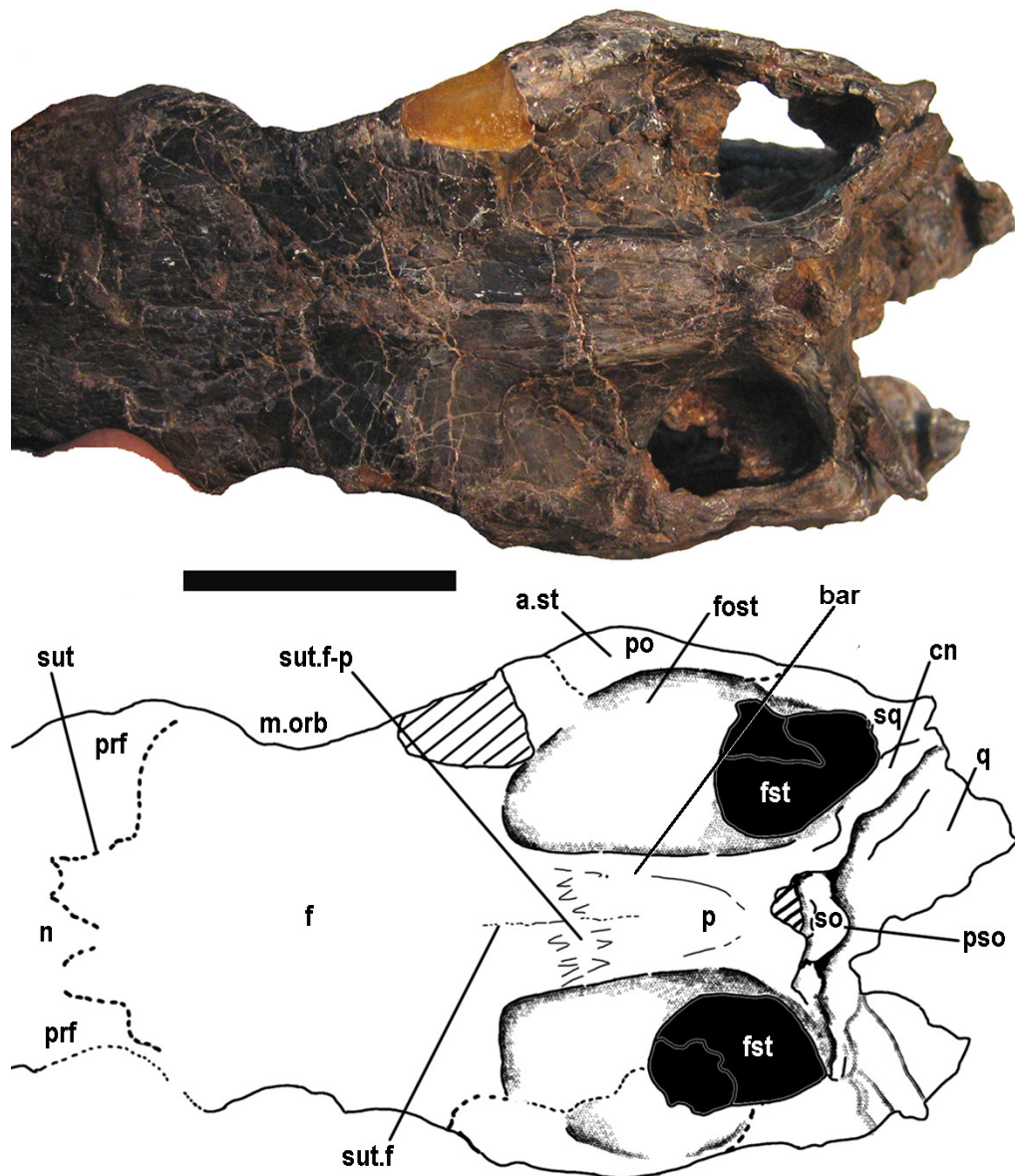


Fig. 3.9. *Herrerasaurus ischigualastensis* (PVSJ 407). Neurocráneo en vista dorsal. Escala: 5 cm. Abreviaturas en pág. 19.



Anteriormente los parietales contactan con los frontales, mediante una sutura frontoparietal sumamente inter digitada que se dispone de forma transversal al eje axial. La interdigitación de la sutura es angulosa y se encuentra ubicada sobre el tercio anterior de la barra sagital (Fig. 3.9).

### **Frontales.**

Cada frontal contacta posteriormente con el parietal, ventralmente con el lateroesfenoides y probablemente parte del orbitoesfenoides, lateralmente con el postorbital y el lagrimal (elementos con los que se encuentra articulado), anterolateralmente con el prefrontal y anteriormente con el nasal.

El frontal de *Herrerasaurus* es un elemento axialmente largo, aproximadamente el doble de largo que de ancho (Serenó y Novas, 1993). Es de forma predominantemente triangular, adelgazado anteriormente pero no de forma abrupta, similar a lo que se observa en *Piatnitzkysaurus floresi* (PVL 4073) o *Zupaysaurus rougieri* (PULR 076), entre otros. La superficie dorsal del frontal es plana y lisa, y no presenta ornamentación. La sutura fronto-parietal es interdigitada y principalmente transversal al eje axial, como ya fuera mencionado. Esta sutura no está engrosada por depositación de hueso, por lo que no se reconoce al tacto. La sutura interfrontal por su parte, no es visible, pero se puede distinguir el contacto interfrontal claramente en la superficie del techo craneano como un surco recto suavemente marcado sobre la línea media. Debido a cuestiones de preservación, no es posible determinar si los frontales están fusionados entre sí o si la sutura interfrontal es recta.

Si bien el piso de la fosa supratemporal por delante de la fenestra supratemporal es sumamente amplio (Serenó y Novas, 1993), la fosa supratemporal se extiende sobre un sector longitudinal reducido de la superficie posterodorsal del frontal, afectando menos del 25% del largo total del mismo (Fig. 3.9). La fosa supratemporal es baja, poco profunda, y el piso de la misma por delante de la fenestra supratemporal es horizontal y plano, como en *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073) y *Sinraptor* (IVPP 10600). Los márgenes o bordes anteriores y mediales de ambas fosas supratemporales están nítidamente marcados en los frontales. Sobre el frontal, los

márgenes mediales de las fosas están separados transversalmente entre sí por una barra sagital de 21 mm de ancho, lo cual es levemente mayor a la distancia entre las fosas sobre los parietales (19 mm). Esto se debe a que, si bien los márgenes mediales de ambas fosas son prácticamente paralelos a la línea media y entre sí, divergen levemente anteriormente. Allí, el margen anterior de la fosa supratemporal también es nítido, y se orienta transversalmente solo en cercanías de la línea media, mientras que distalmente se curva en forma pronunciada hacia atrás (Fig. 3.9).

El proceso postorbital del frontal no se proyecta marcadamente hacia afuera, por lo que no se destaca lateralmente del resto del margen lateral del frontal en vista dorsal (Fig. 3.9). En el ejemplar, ambos huesos postorbitales se preservaron articulados a los frontales por lo que no es posible observar la morfología de la superficie de contacto fronto-postorbital, aunque aparentemente este contacto tendría forma de L. El prefrontal de *Herrerasaurus* es grande y se encuentra firmemente articulado al frontal anterolateralmente, a través de una superficie de contacto amplia. La distancia anteroposterior entre el proceso postorbital del frontal y el contacto frontal-prefrontal es considerablemente extensa, como también lo es participación del frontal en la formación del margen dorsal de la órbita (Fig. 3.7). Una amplia participación del frontal en el margen dorsal de la órbita también se observa en *Zupaysaurus* (PULR 076) y en *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073).

En vista dorsal la región interorbitaria del techo craneano mide transversalmente 48 mm de ancho (Fig. 3.9). Ventralmente en ambos frontales, la distancia transversal entre las marcas dejadas por las paredes laterales de la cavidad endocraneana en la región interorbitaria es de 19 mm de ancho. Esa distancia corresponde al ancho máximo que habría tenido la cavidad endocraneana en ese sector, incluso un poco menos si se tiene en cuenta el espesor de cada una de las paredes laterales. El techo de la cavidad o bóveda orbitaria, formado por cada frontal, está bien desarrollado lateralmente.

Anteriormente, el contacto entre los frontales y los nasales es una sutura en forma de W, debido a que cada frontal emite un proceso nasal breve (Fig. 3.9), el cual sobrepasa anteriormente el contacto interfrontal.

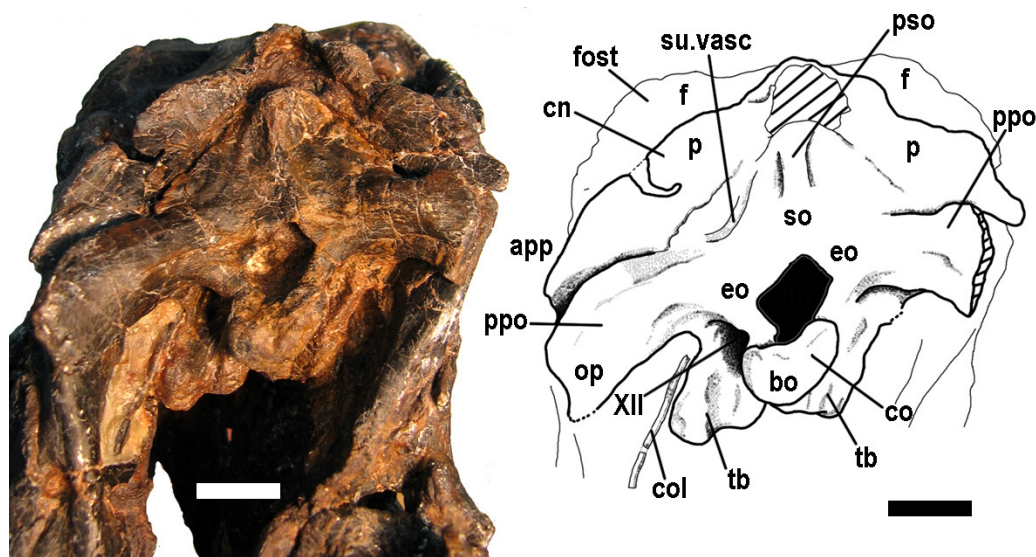


Fig. 3.10. *Herrerasaurus ischigualastensis* (PVSJ 407). Neurocráneo en vista posterior. Escala: 1cm. Abreviaturas en pág. 19.

### Supraoccipital.

El supraoccipital en *Herrerasaurus* es de forma triangular y se dispone vertical en la región occipital, formando con el techo craneano un ángulo que es aproximadamente recto. Contacta anteriormente con los parietales y posterolateralmente con los exoccipitales mediante suturas poco claras debido al grado de fusión alcanzado y a la preservación del sector. El extremo más dorsal y distal del supraoccipital está incompleto por erosión. La prominencia supraoccipital es pequeña y se desarrolla longitudinal y medialmente en el sector más distal del supraoccipital, ocupando aproximadamente 1/3 del largo del elemento (Fig. 3.10). La prominencia supraoccipital acompaña posteriormente el desarrollo de la cresta nuchal, probablemente hasta su extremo dorsal más distal. En la ruptura entre la cresta nuchal y el supraoccipital se observa sedimento, el cual podría estar rellenando una cavidad neumática en el supraoccipital. Las tomografías del ejemplar no permiten dilucidar esto ([www.digimorph.org/specimens/Herrerasaurus\\_ischigualastensis](http://www.digimorph.org/specimens/Herrerasaurus_ischigualastensis)).

La mayor parte del cuerpo del supraoccipital se encuentra por debajo del nivel del techo craneano en la región interorbitaria del frontal, por lo que a pesar de la ruptura del sector distal, se puede asegurar que el supraoccipital no sobrepasaba dicho nivel. Sobre la superficie del supraoccipital, a cada lado de la prominencia

supraoccipital, hay un surco suavemente marcado que diverge ventralmente y en forma simétrica de su contraparte (Fig. 3.10). Cada surco se curva lateralmente, continuándose sobre la superficie dorsal de los procesos paraoccipitales y alcanzando las cercanías de la fenestra posttemporal, en la que aparentemente desembocan (PVSJ 407; Sereno y Novas, 1993). Estos surcos son las impresiones dejadas por un elemento vascular que aparentemente estaría en relación con la fosa posttemporal, e incluso también con la vena cerebral *capitis dorsalis*, cuyos forámenes no pueden identificarse en el ejemplar, debido a la mala preservación del sector. En los terópodos donde los forámenes de la vena *capitis dorsalis* se han preservado (e.g. *Piatnitzkysaurus*, *Giganotosaurus*, *Aucasaurus*), estos se localizan a ambos lados del supraoccipital, delimitados medialmente por este y lateralmente por el parietal. Posterolateralmente, la sutura entre el supraoccipital y los exoccipitales no es visible, tanto por el grado de fusión alcanzado entre los elementos óseos como por la mala preservación del sector, que además presenta algo de deformación diagenética. El supraoccipital aparentemente participa en la formación del margen dorsal del foramen magno en forma reducida, como lo estarían indicando las pequeñas protuberancias laterodorsales de los exoccipitales, que están separadas entre sí (Fig. 3.11).

### **Exoccipital-opistótico**

Si bien cada exoccipital está completamente fusionado al opistótico del mismo lado, conformando un complejo óseo en el cual no se distinguen suturas, es posible reconocerlo en determinados sectores, como por ejemplo a ambos lados del foramen magno y en el cóndilo occipital. En *Herrerasaurus*, los contactos suturales entre el exoccipital, supraoccipital y basiesfenoides no son visibles debido al grado de fusión alcanzado. Los exoccipitales conforman los márgenes laterales y laterodorsales del foramen magno, limitando la participación del supraoccipital en el margen dorsal, como lo indican el par de pequeñas protuberancias laterodorsales sobre el margen laterodorsal del foramen (Fig. 3.11). En terópodos donde la sutura exoccipital-supraoccipital es visible (e.g. MCF-PVPH 411), dichas estructuras están conformadas solo por los exoccipitales y aparentemente entran en contacto con la primera vértebra del cuello (Rauhut, 2003; Sereno y Novas, 1993). El foramen magno del ejemplar está deformado por compresión lateral tanto en ancho como en largo.

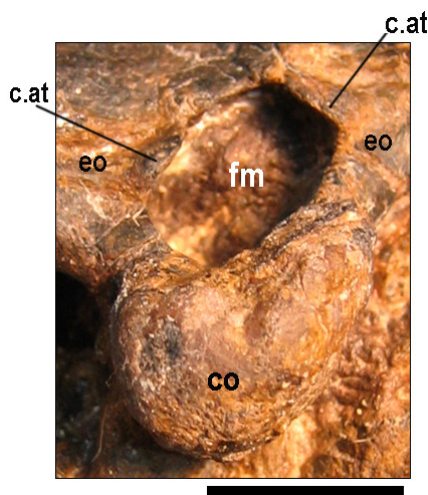


Fig. 3.11. *Herrerasaurus ischigualastensis* (PVSJ 407). Neurocráneo en vista posterior, detalle de los exoccipitales. Escala: 1cm. Abreviaturas en pág. 19.

Ventralmente los exoccipitales contactan con el basioccipital, no habiendo suturas visibles sobre la superficie del cóndilo occipital, si bien es evidente que los exoccipitales participan laterodorsalmente en la formación del mismo. Lateralmente al cóndilo occipital se desarrollan profundas depresiones, elongados dorsoventralmente y delimitados entre el cuello del cóndilo y la *crista tuberalis*, que no corresponden a recesos paracondilares. En el interior de esas depresiones se encuentran el o los forámenes del nervio XII y el foramen metótico, pero la preservación del material no permite determinar el número, forma y diámetro de los mismos (Fig. 3.10).

El proceso paraoccipital de *Herrerasaurus* es largo y poco profundo, presentando un desarrollo dorsoventral que no supera dos veces la altura del foramen magno (Fig. 3.10). El proceso se proyecta posterolateralmente y se expande levemente en el extremo distal. Es una estructura maciza, como se observa en proceso paraoccipital derecho, que está fracturado. Distalmente, el proceso paraoccipital es delgado y presenta un espesor de 4mm, mientras que se ensancha en el sector intermedio, por lo que presenta una forma mas globosa en vista dorsal (Fig. 3.12). Este abultamiento o convexidad se produce solo en la cara posterior del proceso, mientras que la cara anterior permanece plana. Sobre el borde dorsal del proceso paraoccipital, también en el sector intermedio, hay una pequeña depresión semilunar que corresponde al margen ventral de la fenestra identificada como fenestra posttemporal

por Sereno y Novas (1993). Esta fenestra, delimitada entre el complejo exoccipital-opistótico y el ala posterolateral del parietal, es de forma oval y mide 55mm de diámetro (Fig. 3.12). Se encuentra ubicada en una posición equivalente al foramen posttemporal observado en *Troodon* (Currie, 1985; Currie y Zhao, 1993a) y en *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), el cual es atravesado por la arteria occipital. En el resto de los terópodos estudiados, no hay impresiones tan claras de la fenestra o foramen posttemporal sobre el opistótico. El borde ventral de la base del proceso paraoccipital está aproximadamente al mismo nivel que el borde dorsal del cóndilo, condición que se observa en algunos terópodos celofisoideos, oviraptorosaurios, ornitisquios y sauropodomorfos (Rauhut, 2003), pero que no está presente en ninguno de los otros terópodos incluidos en este estudio.

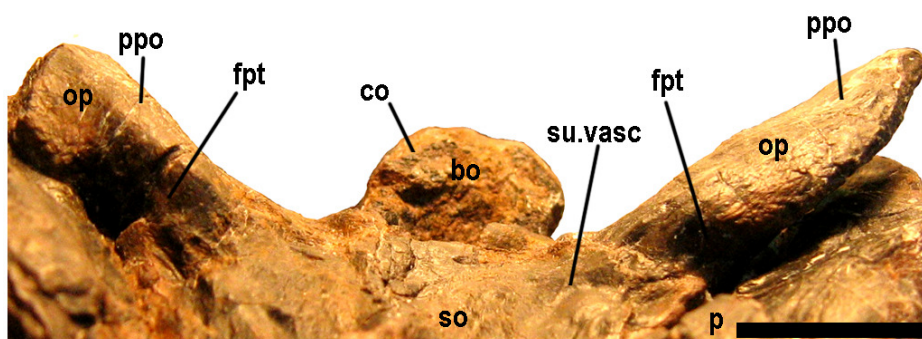


Fig.3.12 *Herrerasaurus ischigualastensis* (PVSJ 407). Neurocráneo en vista posterodorsal. Escala: 1cm. Abreviaturas en pág. 19.

En *Herrerasaurus*, la *crista tuberalis* está medianamente desarrollada en profundidad (Fig. 3.10). Solo es posible observar la cara posterior de esta estructura laminar, ya que la cara anterior, la cual se expone en vista lateral en neurocráneos desarticulados de otros elementos craneanos, está recubierta por los elementos postorbital, cuadrado y cuadrado yugal (Fig. 3.7). Distalmente, la rama ventral del opistótico alcanza el extremo del tubérculo basal, sin sobrepasarlo. Mientras que en otros terópodos estudiados el extremo distal de la *crista tuberalis* contacta lateralmente con el basioccipital en los tubérculos basales, en *Herrerasaurus* el opistótico contacta con el basiesfenoides, el cual se encuentra participando anterolateralmente en la formación del tubérculo (Figs. 3.10 y 3.13).

**Basioccipital.**

En *Herrerasaurus*, el basioccipital contacta dorsalmente con ambos exoccipitales y anterolateralmente con el basiesfenoides, no habiendo suturas claramente visibles entre dichos elementos. Si bien el cóndilo occipital de está deformado diagenéticamente y algo erosionado superficialmente, se puede deducir que es hemisférico y arriñonado en vista posterior (Figs. 3.10 y 3.11). El basioccipital probablemente conforma la mayor parte del cuerpo del cóndilo occipital. Si bien no hay suturas visibles sobre la superficie del cóndilo, la forma “arriñonada” que presenta en vista posterior se corresponde con la presente en otros terópodos en los cuales los exoccipitales participan dorsolateralmente en la formación del cóndilo (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411). Sereno y Novas (1993) en su reconstrucción de la vista occipital del neurocráneo de *Herrerasaurus* (Figs. 7C y 8C, pp: 460-461) atribuyen una participación dorsolateral importante de los exoccipitales en la formación del cóndilo occipital. Aunque tanto el foramen magno como el cóndilo occipital se hallan deformados, es probable que hayan sido aproximadamente del mismo ancho, siendo el cóndilo levemente mayor. El cuello del cóndilo occipital es corto y se orienta algo posteroventralmente. No hay un surco longitudinal dorsal en el cuello del cóndilo en el basioccipital, aunque sí se observa una suave concavidad. No hay rupturas en el material que permitan observar si hay cavidades neumáticas en el interior del cuello del cóndilo, si bien en el análisis filogenético de Coria y Currie (2002a), el cuello del cóndilo fue codificado como aneumático para *Herrerasaurus*, como se deduce a partir de las tomografías realizadas en el ejemplar ([www.digimorph.org/specimens/Herrerasaurus\\_ischigualastensis](http://www.digimorph.org/specimens/Herrerasaurus_ischigualastensis)). Ventralmente al cóndilo occipital no se desarrolla en el basioccipital un receso subcondilar (Fig. 3.11).

Los tubérculos basales de *Herrerasaurus* son dos procesos en forma de barra proyectados verticalmente por debajo del cóndilo. No están fusionados entre sí y se reconocen claramente tanto en vista posterior como ventral del neurocráneo, estando separados distalmente por una muesca de la lámina basituberal (Figs. 3.10 y 3.13). Los tubérculos basales de *Herrerasaurus* son paralelos, si bien divergen levemente distalmente. Estos tubérculos son particulares en el sentido de que están conformados por dos partes o estructuras bien diferenciadas, una formada por el basioccipital y otra por el basiesfenoides. Si bien el basioccipital participa posteriormente en la formación



de los tubérculos, de manera similar a la mayoría de los terópodos, el basiesfenoides participa no solo anteriormente, sino también lateralmente, formando un proceso que se proyecta posteriormente por detrás del basioccipital y separando al basioccipital de la rama ventral del opistótico. Esta disposición del basiesfenoides no se observa en ninguno de los terópodos estudiados y probablemente corresponda a una autapomorfía del taxón. La distancia transversal entre los tubérculos basales es aproximadamente igual al ancho del cóndilo solo si se tiene en cuenta la parte conformada por el basioccipital, de otra manera dicha distancia es menor (Fig. 3.13).

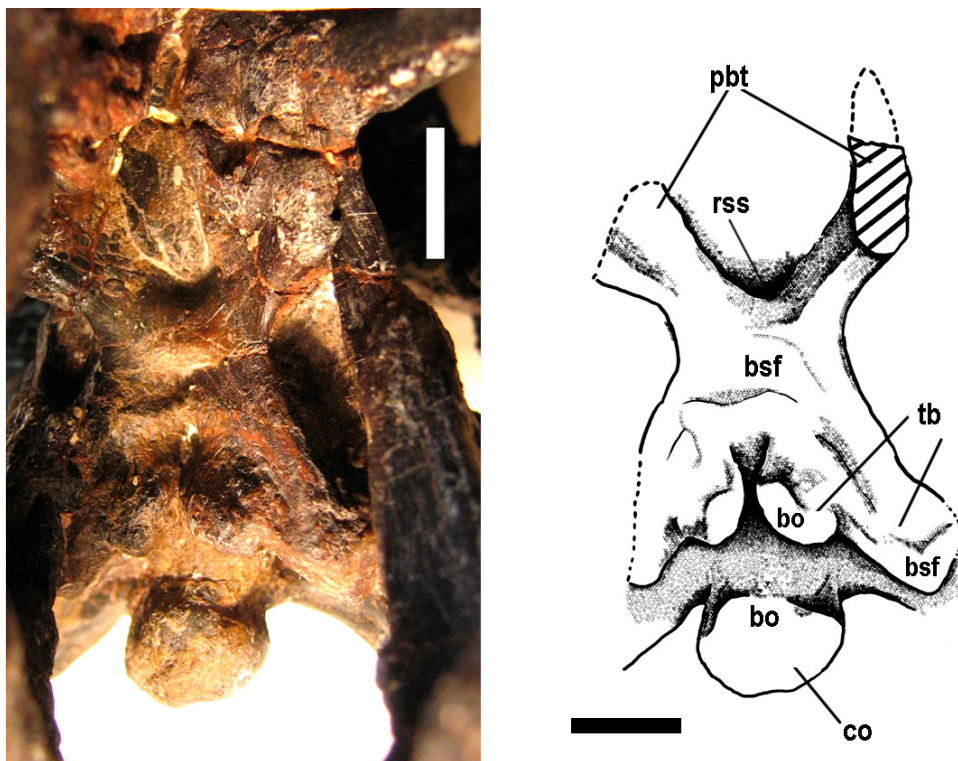


Fig. 3.13. *Herrerasaurus ischigualastensis* (PVSJ 407). Basicráneo en vista ventral. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

### Basiesfenoides

El basiesfenoides de *Herrerasaurus* se preservó de forma completa. Como en otros terópodos, el basiesfenoides contacta posteriormente con el basioccipital y dorsalmente con el proótico y probablemente con el lateroesfenoides, si bien no hay suturas visibles con estos elementos. En vista ventral conforma una estructura



tetrarradiada, formada por el par de procesos basipterigoideos anteriormente, y los procesos que emite lateralmente al basioccipital en los tubérculos basales, posteriormente (Fig. 3.13). La superficie ventral del basiesfenoides, definida entre los tubérculos basales y los procesos basipterigoideos, es plana y básicamente lisa. No se desarrolla un receso basiesfenoidal, que está reducido o ausente, y en su lugar se observa un pequeño foramen o receso de forma oval, con el eje longitudinal mayor orientado axialmente y la abertura orientada ventralmente (Fig. 3.13). El sedimento que rellena este foramen impide determinar si se trata de una cavidad ciega o si está en continuidad con cavidades neumáticas internas del basiesfenoides, aunque esto último parece ser la situación más corriente en la mayoría de los terópodos.

Los procesos basipterigoideos, formados íntegramente por el basiesfenoides, se proyectan ventralmente desde el cuerpo de dicho elemento óseo, orientados anterolateralmente y de forma divergente (Fig. 3.13). Se trata de procesos basipterigoideos delgados, comprimidos transversalmente, de poco espesor y desarrollados principalmente anteroposteriormente. En *Herrerasaurus*, los procesos basipterigoideos son procesos macizos, como puede observarse en el lado izquierdo que presenta fractura. Levemente expandidos distalmente, el desarrollo anteroposterior máximo es de 13,5 mm de longitud, medida tomada sobre la marca o impronta que quedó de esta estructura sobre el hueso pterigoides (Fig. 3.13). Como la longitud anteroposterior del proceso basipterigoideo es mayor que la altura del mismo, se trata de procesos más bien cortos, si bien son estructuras bien definidas y diferenciadas del cuerpo del basiesfenoides. La cara lateral del proceso basipterigoideo es lisa y no se desarrolla un receso basipterigoideo. La distancia entre los procesos basipterigoides es mayor que la distancia entre los tubérculos basales, siempre y cuando no se tengan en cuenta las proyecciones posteriores del basiesfenoides (que rodean lateralmente al basioccipital en el tubérculo basal). Esta prolongación posterior del basiesfenoides es continua con la rama ventral del opistótico, a la que está fusionada. Una situación similar se observa en *Sinraptor* (IVPP 10600), si bien en este, es el extremo distal de la *crista tuberalis* (rama ventral del opistótico) y no el basiesfenoides el que sobrepasa posteriormente al tubérculo. Podría tratarse de distintas estrategias para aumentar la superficie de inserción muscular en ese sector, así como también una forma diferente de configurar espacios neumáticos. El polígono definido entre los tubérculos basales y

los procesos basipterigoideos es anteroposteriormente mas largo que ancho, como en la mayoría de los terópodos (Fig. 3.13).

Anteriormente el basiesfenoides contacta con el paraesfenoides, al que está firmemente fusionado. El proceso cultriforme no se observa en vista ventral debido a que está lateroventralmente cubierto por los elementos articulados del paladar, en este caso ambos pterigoides (Fig. 3.13). El proceso cultriforme de *Herrerasaurus* es paralelo al techo craneano y se proyecta anteriormente desde el basiesfenoides de manera horizontal, encontrándose su borde ventral al nivel del borde ventral del cóndilo occipital. La longitud del proceso cultriforme no superaría la distancia entre los tubérculos basales y los procesos basipterigoideos. Por delante de los procesos basipterigoideos, el relleno sedimentario de una pequeña depresión en la base del proceso cultriforme, indica la presencia de un receso subselar poco desarrollado, el cual solo se observa en vista ventral del basicráneo (Fig. 3.13).

Las paredes laterales preservadas del basicráneo de *Herrerasaurus* están prácticamente cubiertas en su totalidad por otros elementos craneanos que se encuentran en articulación con el neurocráneo, o bien cubiertas por sedimento. Debido a esto, no es posible determinar la presencia del foramen para la carótida interna, ni el desarrollo de un receso timpánico lateral.

#### **Lateroesfenoides-orbitoesfenoides?**

Como fuera mencionado anteriormente, tanto el proótico como el lateroesfenoides y probablemente un sector del orbitoesfenoides? están recubiertos lateralmente por otros elementos craneanos que impiden su observación. Ningún foramen nervioso ni vascular se observa en el sector preservado visible de las paredes laterales del neurocráneo de *Herrerasaurus*.

Dorsalmente, el lateroesfenoides contacta con el frontal. Emite, adosado ventralmente a este, un proceso postorbital del lateroesfenoides largo y deprimido, en forma de ala de avión. El proceso postorbital del lateroesfenoides se observa a través de la fenestra supratemporal derecha, desplazado hacia delante por deformación (Fig.

3.14). Si bien en el ejemplar el proceso postorbital del lateroesfenoides está algo desplazado de su posición original, es evidente que se proyecta en forma transversal desde la pared del neurocráneo, sin sobrepasar lateralmente el margen lateral del frontal. No se advierte una depresión anteroventral al proceso postorbital del lateroesfenoides, que en otros terópodos indica el punto de contacto del lateroesfenoides con el hueso epipterigoides.

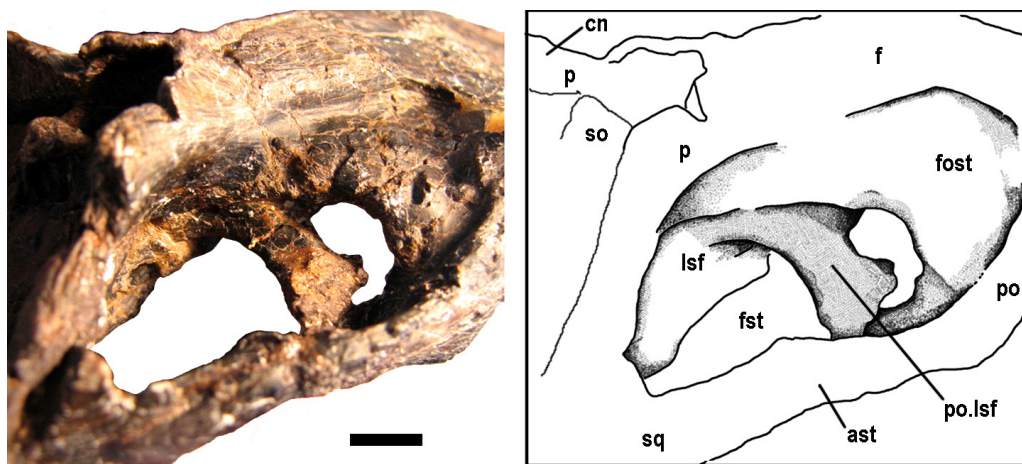


Fig. 3.14. *Herrerasaurus ischigualastensis* (PVSJ 407). Fenestra supratemporal derecha en vista dorsolateral. Detalle del proceso postorbital del lateroesfenoides. Escala: 1 cm. Abrev. en pág. 19

Restos preservados de la *columnilla auris* izquierda se observan en vista posterior (Fig. 3.10). Se trata de una varilla delgada y plana, cuyo sector proximal queda cubierto por la *crista tuberalis*, por lo que no se observa su longitud total ni su paso a través del receso columelar que conduce hasta la ventana oval en el oído interno. El diámetro de la columela de *Herrerasaurus*, es de 2 mm, que comparado con los 2,2 mm de diámetro de la columela de *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01), tiranosáurido que posee un neurocráneo que es varias veces mayor al de *Herrerasaurus* (PVSJ 407), la define como una columela relativamente mucho más robusta en este último. La presencia de la columela en posición natural, apoyada sobre la cara anterior de la *crista tuberalis*, indica que el receso columelar abre por delante de la *crista*, que a su vez está lo suficientemente desarrollada y proyectada posterolateralmente como para impedir la observación del foramen metótico en vista lateral del neurocráneo, como en la mayoría de los terópodos estudiados.

### 3.2.2. *Zupaysaurus rougieri* Arcucci y Coria, 2002



Fig. 3.15. *Zupaysaurus rougieri* (PULR 076). Reconstrucción del cráneo en vista lateral (Museo “Carmen Funes”). Escala: 10 cm.

#### Paleontología sistemática

THEROPODA Marsh, 1881

NEOTHEROPODA Bakker, 1986

“COELOPHYSOIDEA” Nopcsa, 1928

*Zupaysaurus* Arcucci y Coria, 2002

*Zupaysaurus rougieri* Arcucci y Coria, 2002

(Figs. 3.15-3.18)

**Material:** PULR 076. El material estudiado del ejemplar holotipo corresponde a un cráneo articulado. Los elementos óseos observables del neurocráneo corresponden al techo craneano (frontales y parietales), supraoccipital y exoccipital-opistótico.

**Localidad y Horizonte:** Quebrada de los Jachaleros, 7 km al Oeste de la Ruta Nacional 126, Provincia de La Rioja (Arcucci y Coria, 2003). Niveles superiores de la Formación Los Colorados, Grupo Agua de la Peña (Noriano), Triásico Superior (Caselli *et al.*, 2001).

### **Descripción**

El neurocráneo de *Zupaysaurus* (PULR 076) se encuentra articulado con el resto de los elementos craneanos, que lo recubren parcialmente oscureciendo su morfología. A esta situación se suma que la preparación de las caras laterales del neurocráneo es incompleta y aún hay sedimento sobre el material. Las suturas entre los elementos que componen el neurocráneo son poco claras, en parte debido al grado de fusión alcanzado entre los elementos y en parte debido a la calidad de preservación del material, que presenta deformación diagenética. La morfología del cóndilo occipital de *Zupaysaurus* está oscurecida por la articulación con las primeras vértebras cervicales. Sin embargo puede verse que el cuello del cóndilo es corto, y que no es perpendicular al plano axial sino que se proyecta posteroventralmente.

### **Parietales**

Los parietales de *Zupaysaurus* son axialmente cortos, y si bien la sutura frontoparietal no es visible, se estima su longitud en menos del 50% del largo del frontal (Fig. 3.16). Ambos parietales están firmemente fusionados entre sí, por lo que no hay una sutura interparietal visible. La superficie dorsal del parietal es plana y lisa, sin ornamentación. Las fosas supratemporales están separadas entre sí por una barra sagital longitudinal transversalmente ancha y plana, similar a la que presente en *Herrerasaurus* (PVSJ 407). Los bordes mediales de las fosas supratemporales son paralelos en el parietal, pero divergen anteriormente sobre los frontales.

La cresta nugal de *Zupaysaurus* es medianamente alta (su altura es de aproximadamente dos veces la altura estimada para el foramen magno) y sobrepasa levemente el nivel del techo craneano en el sector interorbitario (Fig. 3.17). La cresta nugal es ancha y en forma de abanico en vista posterior, y se dispone en forma vertical y transversal al plano axial, por lo que en vista dorsal se observa como una línea recta, a diferencia de la cresta nugal en forma de “V” presente en *Herrerasaurus* (Fig. 3.16). El ala posterolateral de cada parietal se curva levemente hacia atrás distalmente.

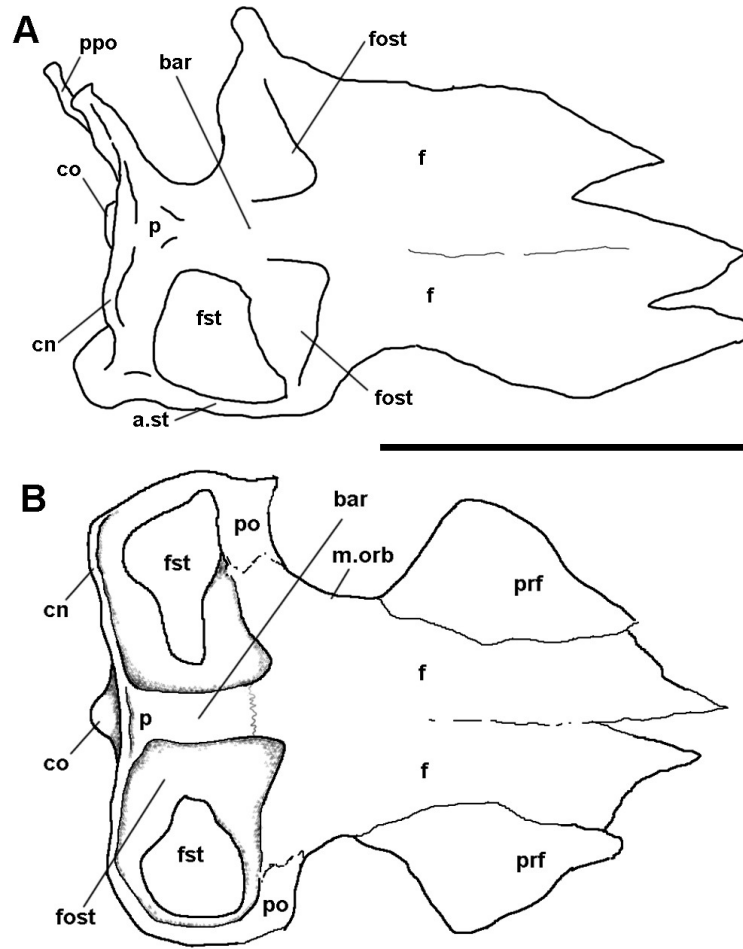


Fig. 3.16. *Zupaysaurus rougieri* (PULR 076). Contorno en líneas del neurocráneo en vista dorsal (A), reconstrucción del neurocráneo en vista dorsal (B). Escala: 10 cm. Abreviaturas en pág. 19.

### Frontales

El frontal de *Zupaysaurus* es un elemento axialmente largo, siendo su longitud más de dos veces su ancho transversal (Fig. 3.16). Aparentemente, los frontales no están completamente fusionados entre sí, distinguiéndose una sutura interfrontal suave y recta. Ezcurra (2007), describe los frontales de *Zupaysaurus* como fusionados, y probablemente este autor interprete la línea medial como producto de la deformación. Los frontales de *Zupaysaurus* son elementos básicamente planos y lisos, sin ornamentación. Tienen forma triangular, angostándose anteriormente pero no de forma abrupta, como en *Herrerasaurus* (PVSJ 407). La sutura frontoparietal es poco nítida, pero se reconoce como transversal al eje axial y poco sinuosa.

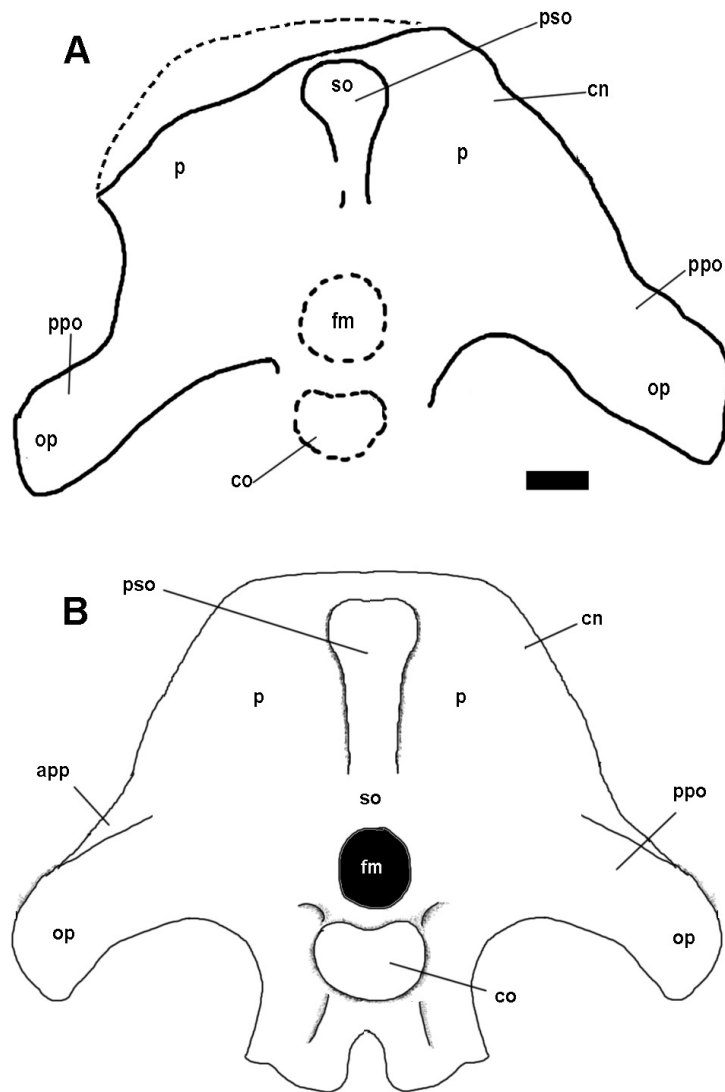


Fig. 3.17. *Zupaysaurus rougieri* (PULR 076). Contorno en líneas del neurocráneo en vista posterior (A), reconstrucción del neurocráneo en vista posterior (B). Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

Las fosas supratemporales están excavadas en el sector más posterior del frontal, afectando solo un cuarto del largo total del frontal (Fig. 3.16). El margen anterior de la fosa supratemporal está nítidamente marcado en la superficie del frontal, y no es transversal al eje axial, sino que se curva marcadamente hacia atrás. El piso de la fosa supratemporal por delante de la fenestra supratemporal es plano, como en *Herrerasaurus*, pero no es tan amplio como en este último. Inmediatamente por detrás del margen anterior de la fosa supratemporal, hay un pequeño escalón generado por un reborde elongado de hueso. Este reborde, podría corresponderse con

la sutura frontoparietal engrosada presente en otros terópodos (e.g. *Sinraptor* (Currie y Zhao, 1993b) y el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411), en cuyo caso, dicha sutura se encontraría un poco más anteriormente de lo indicado por Arcucci y Coria (2003), de forma similar a la ubicación ilustrada por Ezcurra (2007, fig. 6).

Lateralmente, el frontal participa ampliamente en la formación del margen dorsal de la órbita (Figs. 3.15, 3.18), a diferencia de otros terópodos donde queda excluido parcial o totalmente, debido a la proximidad entre el lagrimal y el postorbital, o al acercamiento del borde anterior de la fosa supratemporal y el contacto anterior con el prefrontal. Este margen orbitario es aparentemente liso.

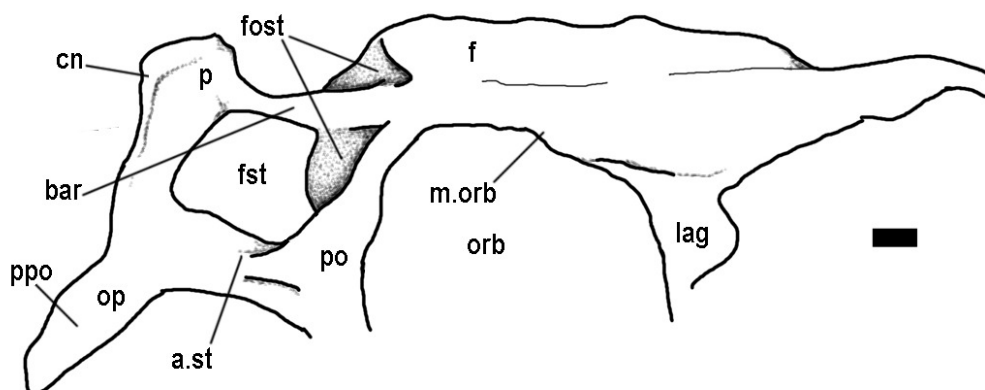


Fig. 3.18. *Zupaysaurus rougieri* (PULR 076). Contorno en líneas del neurocráneo y elementos craneanos asociados en vista lateral derecha. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

### Supraoccipital

El supraoccipital de *Zupaysaurus* se dispone vertical y perpendicular al plano axial. La protuberancia supraoccipital es globosa y tiene forma de lágrima invertida (Fig. 3.17). La protuberancia supraoccipital acompaña el desarrollo de la cresta nupal del parietal casi hasta el borde dorsal, pero no sobrepasa el nivel del techo craneano en el sector interorbitario. El supraoccipital hace probablemente una pequeña contribución al margen dorsal del foramen magno, si bien las suturas con dichos elementos no son claramente discernibles.



**Exoccipital-opistótico**

Los procesos paraoccipitales de *Zupaysaurus* son delgados, largos y poco profundos, de manera que la altura del proceso paraoccipital no supera en dos veces la altura estimada para el foramen magno (Fig. 3.17). Las fracturas que presenta el material, permiten determinar que se trata de estructuras delgadas y sólidas, sin cavidades neumáticas internas. Los procesos paraoccipitales se proyectan posterolateralmente, si bien prácticamente sin proyectarse ventralmente. Son verticales a lo largo de toda su extensión y se expanden levemente distalmente. El borde ventral de la base del proceso paraoccipital, se encuentra aproximadamente por encima del nivel del borde dorsal del cóndilo occipital, como en *Herrerasaurus*, y a diferencia de la mayoría de los terópodos basales (Rauhut, 2003), donde el borde se ubica más ventralmente en relación al cóndilo, si bien distalmente el borde ventral del proceso se ubica por debajo de ese nivel (Fig. 3.17).

Lateralmente al cuello del cóndilo occipital, se observa una depresión en el exoccipital donde probablemente abren el/los forámenes craneanos XII y el foramen metótico. Dos forámenes craneanos XII para *Zupaysaurus* fueron descritos por Ezcurra (2007), atravesando un “bolsillo paracondilar” en el exoccipital. Esta depresión en la que abren los forámenes craneanos en otros terópodos (e.g. *Piatnitzkysaurus*) es distinta del receso neumático paracondilar.

Debido a las razones de preservación mencionadas anteriormente, no es posible describir por el momento ningún otro aspecto (e.g. paredes laterales, basicráneo y forámenes nerviosos) del neurocráneo de *Zupaysaurus*.

### 3.2.3. *Piatnitzkysaurus floresi* Bonaparte, 1979

#### Paleontología Sistemática

THEROPODA Marsh, 1881

TETANURAE Gauthier, 1986

*Piatnitzkysaurus* Bonaparte, 1979

*Piatnitzkysaurus floresi* Bonaparte, 1979

(Figs. 3.19-3.27)

**Material:** PVL 4073. El material estudiado de este ejemplar corresponde a un neurocráneo parcial y a un frontal aislado. Los elementos óseos preservados del neurocráneo corresponden al basioccipital, exoccipitales, supraoccipital, basiesfenoides, proóticos y lateroesfenoides, estos últimos fragmentarios. De los elementos que conforman el techo craneano solo se ha preservado, desarticulado y también de forma aislada, el frontal izquierdo, el cual no presenta ninguna superficie de contacto con el neurocráneo preservado que indique que se trata del mismo individuo.

**Localidad y Horizonte:** Cerro Cóndor, Provincia de Chubut. Tercio inferior de la Formación Cañadón Asfalto (Caloviano), Jurásico Medio (Bonaparte, 1979, 1986).

#### Descripción

El neurocráneo de *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073) se preserva de manera incompleta y aislada, desarticulado del resto de los elementos del cráneo, que no se han preservado. Se trata de un neurocráneo parcial, del que solo se preservó la mitad posterior: parte de las paredes laterales, piso y región occipital. Este neurocráneo, a pesar de estar incompleto por fracturas, presenta un excelente estado de preservación por lo que es posible identificar entre otras cosas, algunos de los contactos suturales entre los elementos óseos que lo componen, así como también estructuras pequeñas y delicadas como septos, láminas y varios de los forámenes nerviosos y vasculares.

El grado de fusión alcanzado entre los elementos que componen el neurocráneo de *Piatnitzkysaurus* es medianamente alto. En términos generales no se observa la totalidad de los contactos suturales, sugiriendo que no se trata de un individuo juvenil. Sin embargo, la presencia de contactos claros, (e.g. entre los elementos que conforman el cóndilo occipital), pondría en duda que el individuo fuera completamente adulto al momento de su muerte. Este neurocráneo fue descrito con anterioridad por Bonaparte (1986) y por Rauhut (2004).

### **Frontal:**

El frontal izquierdo de *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073) no está en contacto con ningún otro elemento neurocraneano, si bien exhibe las superficies de contacto para el parietal posteriormente, el lateroesfenoides ventralmente, y postorbital y prefrontal lateralmente (Fig. 3.19). Anteriormente los procesos nasales están dañados por lo que se desconoce la forma del contacto frontonasal y la longitud total del elemento. El frontal de *Piatnitzkysaurus* se ensancha gradualmente posteriormente, por lo que en vista dorsal tiene forma más o menos triangular, similar a la que se observa en *Herrerasaurus ischigualastensis* (PVSJ 407), y *Zupaysaurus rougieri* (PULR 076) (Fig. 3.19A). Se trata de un elemento relativamente largo, que mide 225 mm desde el contacto frontoparietal hasta el extremo más anterior preservado. El largo del frontal es dos veces su ancho transversal medido por delante del borde anterior de la fosa supratemporal y el proceso postorbital. La superficie dorsal del frontal es plana en la región interorbital, mientras que anteriormente es levemente convexa, por lo que en vista lateral el frontal presenta forma de ceja (Fig. 3.19C). La superficie dorsal del hueso es lisa y no presenta ningún tipo de ornamentación.

La fosa supratemporal está bien excavada en el tercio posterior del frontal, abarcando sin embargo un porcentaje minoritario de la longitud total de este elemento, de forma similar a lo que se observa en *Herrerasaurus* (PVSJ 407), *Sinraptor* (IVPP 10600) y *Zupaysaurus* (PULR 076). Según algunos autores (Currie, com. pers. 2007), en los Theropoda la participación del frontal en la formación de la fosa supratemporal está directamente en relación con el tamaño corporal del animal, y a mayor tamaño del cráneo, mayor cantidad de músculos temporales serán

necesarios, determinando una fosa supratemporal mayor. Esto parece ser cierto en el mayoría de los casos, excepto para *Sinraptor dongi* (IVPP 10600), terópodo que alcanzaría unos 9 m de largo (Currie y Zhao 1993b), y *Giganotosaurus carolinii* (MUCPV-CH 1), que con un cráneo de casi 2 m de longitud, presenta una participación reducida del frontal en la fosa supratemporal debido a una modificación particular en la región temporal (Coria y Currie, 2002a). En *Struthiomimus* (TMP 90.26.01) terópodo edéntulo cuyo cráneo no supera los 30 cm de longitud, el frontal no solo participa de manera ínfima en la formación de las fosas supratemporales, sino que estas, además, están ampliamente separadas entre sí.

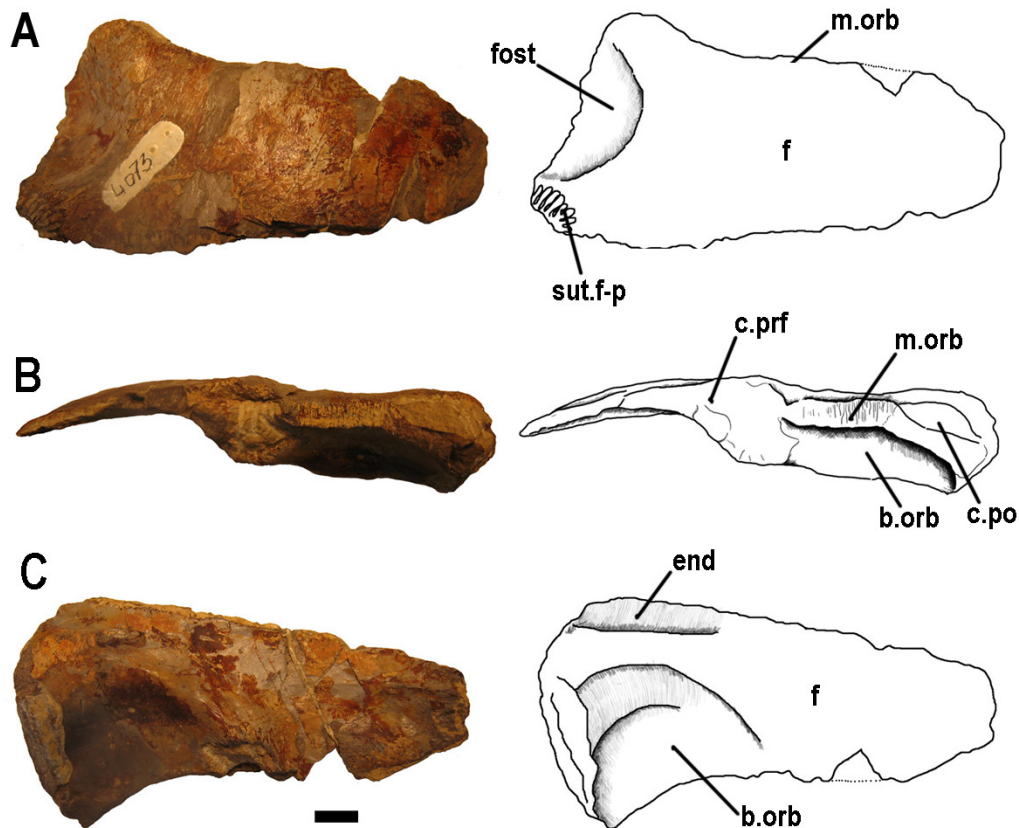


Fig. 3.19. *Piatnitzkysaurus floresi* (PVL 4073). Frontal izquierdo en vista dorsal (A), lateral (B) y ventral (C). Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19

En *Piatnitzkysaurus*, el margen anterior de la fosa supratemporal está nítidamente marcado, y se orienta mayoritariamente en forma transversal al eje axial, si bien se curva hacia atrás distalmente. El margen medial de la fosa supratemporal está menos marcado en el hueso que el margen anterior. No es paralelo a la línea media, sino que diverge anteriormente, alejándose paulatinamente de la misma prácticamente desde su nacimiento, cerca de la sutura frontoparietal (Fig. 3.19A). En consecuencia, los bordes mediales de las fosas supratemporales no son paralelos entre sí y delimitan anteriormente un sector triangular de los frontales. La distancia entre el margen medial de la fosa supratemporal y la línea media es de 11 mm, por lo que ambas fosas supratemporales habrían estado separadas por una barra sagital longitudinal de unos 20 mm de ancho transversal promedio por delante de la sutura frontoparietal. La barra sagital que separa ambas fosas, es plana, al menos sobre el frontal. El piso de la fosa supratemporal, por delante de la fenestra temporal, es plano y horizontal, como en *Herrerasaurus* (PVSJ 407), y *Zupaysaurus* (PULR 076), y está poco desarrollado anteroposteriormente, como en el último taxón. El proceso postorbital del frontal se desarrolla proyectándose posterolateralmente. Si bien este proceso no está marcadamente desarrollado lateralmente como en *Troodon* sp. (Currie y Zhao, 1993b), se destaca medianamente en vista dorsal del resto del margen lateral del frontal (Fig. 3.19A).

Anteriormente, en el extremo del frontal, el proceso nasal está erosionado y no se distinguen restos del contacto frontonasal. Anterolateralmente, la superficie de contacto con el hueso prefrontal es una suave muesca en la cara lateral del frontal que no se observa en vista dorsal (Fig. 3.19B).

El extremo más posterior del frontal de *Piatnitzkysaurus* está incompleto por fractura y el contacto frontoparietal está solo parcialmente preservado. El sector de sutura frontoparietal que se preserva muestra una sutura sumamente interdigitada (Fig. 3.19A). Este contacto corre anteromedialmente-posterolateralmente, por lo que en el techo craneano completo la sutura frontoparietal habría tenido forma de “V”, y no transversal como en *Herrerasaurus* (PVSJ 407) (Fig. 3.19A). La superficie de contacto en el frontal para el parietal es un área triangular, que indica la presencia en *Piatnitzkysaurus* de un proceso dorsomedial del parietal que separaba ambos

frontales posterodorsalmente, de manera similar que en otros terópodos como tiranosáuridos o el terópodo indet. MCF-PVPH 320 (Paulina Carabajal y Coria, 2006).

El sector orbitario del frontal de *Piatnitzkysaurus*, conforma una bóveda orbitaria bien desarrollada lateralmente y levemente cóncava (Fig. 3.19C). Si bien la bóveda orbitaria está bien preservada, no ocurre lo mismo con el margen orbitario, que presenta claros efectos de erosión (Fig. 1.19B). Este sector del margen orbitario, cubierto por finos surcos verticales, fue identificado por Rauhut (2004) como parte del amplio contacto sutural del frontal con el hueso postorbital, que de esta manera excluiría al frontal de la formación del margen de la órbita. Sin embargo, la amplia distancia entre el margen anterior de la fosa supratemporal y el contacto con el prefrontal, indican que el frontal de *Piatnitzkysaurus* tiene una participación que es relativamente importante en la formación del margen dorsal de la órbita. Como fundamento a favor de la participación del frontal en el margen de la órbita, está la posición de la fosa supratemporal y su relación con el hueso postorbital, así como también la relación de ambos con el hueso prefrontal. En el resto de los terópodos estudiados, tanto si el frontal participa o no en la formación del margen orbitario, el postorbital se encuentra al mismo nivel que el borde anterior de la fosa supratemporal, y es la distancia entre el postorbital y el prefrontal la variable que permitiría ponderar el grado de participación del frontal en el margen de la órbita tanto en frontales cortos (e.g. ejemplar MCF-PVPH 320) como largos (e.g. *Sinraptor dongi*). No obstante, el grado de inferencia de este razonamiento es considerable ya que no permite discernir la longitud del proceso anterior del postorbital. Luego de estas consideraciones, la presencia de las marcas y estrías verticales sobre el margen orbitario del frontal de *Piatnitzkysaurus* podrían responder a una suave ornamentación del margen, la cual si bien no es común entre los terópodos, está presente en pequeños terópodos como *Troodon* sp. (TPM 98.93.1, TPM 79.08.01, TPM 82.16.124) y *Dromaeosaurus* (Currie com. pers).

Sobre la cara ventral del frontal se observan las suaves impresiones dejadas por las estructuras blandas que rellenaban la cavidad endocraneana al nivel de la fosa mesencefálica (Fig. 3.19C). No hay importantes impresiones cerebrales, como en la

mayoría de los terópodos con excepción de troodontidos, dromeosáuridos y oviraptóridos (Currie, 1985; Currie y Zhao, 1993b). Tanto el tracto olfatorio como el bulbo olfatorio izquierdo dejaron leves impresiones en el frontal. El ancho de la cavidad endocraneana anterior (cerebro anterior) medida en el sector interorbitario del frontal es de 9 mm por lo que el ancho máximo se estima en unos 20mm para ese sector. Bordeando el límite de la cavidad endocraneana, no se observan restos ni contactos suturales de los elementos que forman las paredes laterales de la misma, como podrían ser el orbitoesfenoides y esfenetmoides, este último encerrando los bulbos olfatorios. El contacto ventral del frontal con el lateroesfenoides es transversalmente ancho (Fig. 3.19C).

### **Supraoccipital.**

El supraoccipital se preservó solo parcialmente en el neurocráneo de *Piatnitzkysaurus* (Figs. 3.20 y 3.21). La superficie de este hueso está muy erosionada, y el sector anterodorsal del contacto con los parietales se perdió por fractura excepto lateralmente, donde a ambos lados del supraoccipital probablemente se preserve parte del ala posterolateral del parietal. En ese sector, se observan posterolateralmente al supraoccipital los forámenes de la vena cerebral *capitis dorsalis*, de unos 7mm de diámetro (Figs. 3.20, 3.21). Estos forámenes vasculares, delimitados entre el supraoccipital, el parietal y aparentemente también opistótico, en la base del proceso paraoccipital, se encuentran generalmente delimitados entre el supraoccipital y el parietal en el resto de los terópodos estudiados en los que este sector del neurocráneo se ha preservado (e.g *Giganotosaurus*, celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, *Aucasaurus*). El hecho de que el diámetro completo de los forámenes están preservado en el neurocraneo de *Piatnitzkysaurus* estaría indicando que fragmentos del parietal están preservados adyacentes y fusionados al supraoccipital.

Posterolateralmente el supraoccipital contacta con ambos exoccipitales. No hay suturas visibles entre estos elementos debido tanto sea a la mala preservación del sector como al grado de fusión alcanzado entre los mismos. No hay restos que indiquen el desarrollo de una protuberancia supraoccipital, ya que toda la superficie

del hueso está sumamente erosionada. Es incluso difícil determinar si el supraoccipital conformaba posteriormente una pared vertical por encima del foramen magno o si estaba levemente inclinado hacia delante, como lo está el sector de hueso preservado (que no es hueso superficial).

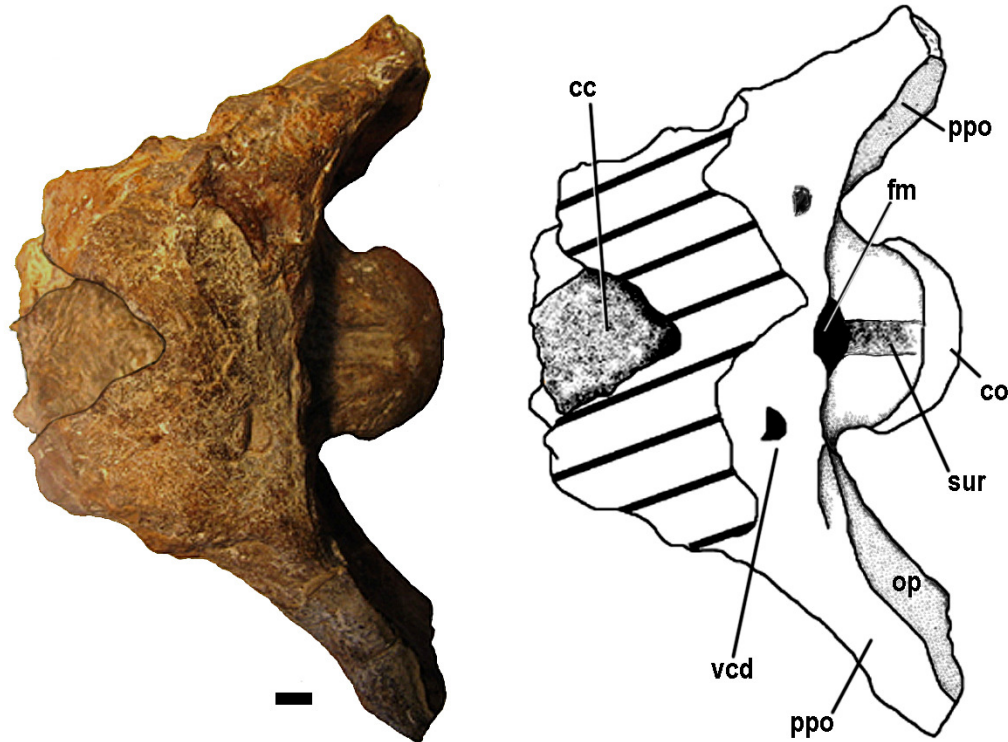


Fig. 3.20. *Piatnitzkysaurus floresii* (PVL 4073). Neurocráneo parcial en vista dorsal. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

El supraoccipital hace una pequeña contribución posteromedial al margen dorsal del foramen magno, quedando restringido entre los exoccipitales, que se acercan bastante a la línea media, como lo estarían indicando el par de proyecciones del exoccipital para la articulación con el atlas (Rauhut, 2003) (Fig. 3.21).

### Exoccipital-opistótico.

Como en el resto de los terópodos estudiados, el exoccipital de *Piatnitzkysaurus* está firmemente fusionado al opistótico de su mismo lado. Mientras



que el exoccipital forma las pared lateral al foramen magno, el opistótico conforma la mayor parte del cuerpo del proceso paraoccipital y contacta anteriormente con el proótico, junto con el cual conforma la cápsula ótica.

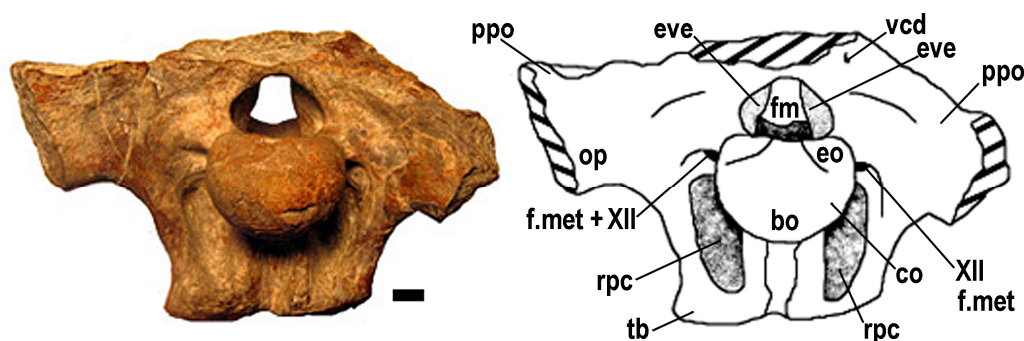


Fig. 3.21. *Piatnitzkysaurus floresi* (PVL 4073). Neurocráneo en vista posterior. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

Los exoccipitales contactan dorsalmente con el supraoccipital y ventralmente con el basioccipital. Conforman los márgenes laterodorsales, laterales y lateroventrales del foramen magno, ya que la participación tanto del supraoccipital como del basioccipital en los márgenes dorsal y ventral respectivamente, está restringida. El foramen magno es de forma levemente romboidal y el ancho máximo que presenta es menor que el ancho del cóndilo (Fig. 3.21). No hay suturas visibles entre exoccipital y el supraoccipital. La presencia de dos pequeñas protuberancias, una en cada exoccipital, bastante erosionadas y cercanas a la línea media, indica que los exoccipitales se aproximan mucho a la línea media sobre el foramen magno, si bien no lo suficiente como para excluir al supraoccipital del margen dorsal. Mediante las protuberancias los exoccipitales entran en contacto con el atlas (Rauhut, 2004).

Los exoccipitales participan laterodorsalmente en la formación del cóndilo occipital, que está principalmente compuesto por el basioccipital. El contacto entre los exoccipitales con el basioccipital es claramente visible sobre la superficie del cóndilo (Fig. 3.21). Lateralmente al cóndilo occipital se desarrolla un receso paracondilar profundo, elongado verticalmente y de forma ovalada, que está delimitado entre el tubérculo basal, el cuello del cóndilo y la rama ventral del

opistótico (Fig. 3.21). El exoccipital participa solamente en la formación del borde más dorsal y proximal del receso paracondilar, al nivel del cuello del cóndilo occipital. Inmediatamente dorsal a cada receso paracondilar, se desarrolla un pequeño receso o depresión de forma oval, no tan profundo como el primero. Ambos recesos están tan cerca uno de otro que la pequeña depresión dorsal aparenta ser un subreceso dentro de receso paracondilar. Sin embargo, ambos recesos tienen bordes claros que determinan que se trata de estructuras independientes. Mientras que el receso paracondilar tiene una función neumática (Witmer, 1997), en la depresión de menor tamaño, lateral al cuello del cóndilo, abren dos forámenes, correspondientes al nervio craneano XII y foramen metótico respectivamente. Si bien Rauhut (2004) considera que se trata de un solo receso con dos niveles de profundidad, estos constituyen elementos independientes con funciones diferentes. Mientras el receso paracondilar está delimitado entre el tubérculo basal medialmente, la rama ventral del opistótico lateralmente y el basiesfenoides anteriormente, el pequeño receso dorsal en el que abren los forámenes está excavado principalmente en el exoccipital y en parte en el opistótico. En otros basicráneos, donde no se desarrollan recesos paracondilares, el o los forámenes para las ramas del nervio craneano XII y el foramen metótico pueden converger en una depresión (e.g. *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236)). En *Piatnitzkysaurus*, el foramen más cercano al cuello del cóndilo corresponde a una única salida para las ramas del nervio craneano XII, mientras que el foramen mas externo corresponde al foramen metótico, el cual presenta un diámetro levemente mayor que el primero. El foramen craneano XII está excavado en el exoccipital, mientras que el foramen metótico indica el contacto entre el exoccipital y el opistótico.

Endocranealmente, por delante del umbral del foramen magno, se observa en el exoccipital un foramen de unos 4mm de diámetro, que corresponde a la abertura interna por la cual el nervio XII abandona la cavidad endocraneana. La presencia de más aberturas para este nervio es dudosa y faltaría algo más de preparación en el sector. Por delante del foramen XII, se desarrolla entre el exoccipital y el opistótico? un surco dispuesto dorsoventralmente que corresponde a la *fovea ganglii vagoglosopharyngealis* (en cuyo interior se dispondrían los forámenes internos de los nervios craneanos IX-XI) (Fig. 3.22).

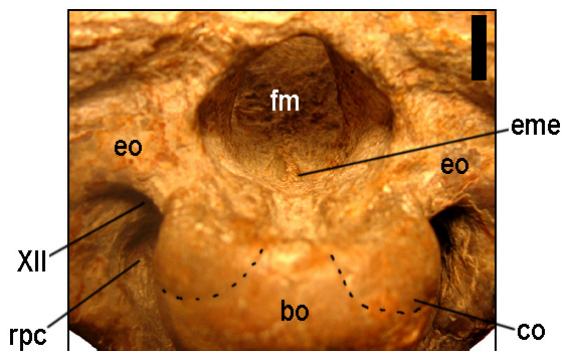


Fig. 3.22. *Piatnitzkysaurus floresi* (PVL 4073). Cavity endocranial viewed through the foramen magnum, detail of the medullary eminence. Scale: 1 cm. Abbreviations on page 19.

El opistótico contacta dorsalmente con posibles restos de parietal, lateroventralmente con el basioccipital y con el basiesfenoides y anteriormente con el proótico. Los procesos paraoccipitales de *Piatnitzkysaurus* son estructuras delgadas y delicadas, que se proyectan posteroventralmente de manera divergente desde la pared posterior del neurocráneo. Ninguno de los procesos paraoccipitales se preservó distalmente, y las fracturas muestran que se trata de estructuras macizas (Fig. 3.23). El borde dorsal de cada proceso paraoccipital, es redondeando y levemente más ancho que el borde ventral, que es afilado o aquillado. Son procesos paraoccipitales bajos o poco profundos, desarrollados dorsoventralmente sin superar dos veces la altura del foramen magno (Fig. 3.21). La altura del proceso se mantiene bastante constante a lo largo de todo el sector preservado, si bien al estar incompleto no es posible determinar si el proceso paraoccipital se ensanchaba distalmente o no. Los bordes dorsal y ventral de los procesos paraoccipitales se mantienen sobre el plano vertical a lo largo de toda su extensión y no se inclinan posteroventralmente como en algunos terópodos. En vista posterior, el borde ventral del proceso paraoccipital se encuentra por debajo del nivel del borde dorsal del cóndilo occipital, aproximadamente al nivel de la mitad del cóndilo occipital (Fig. 3.21), como en la mayoría de los terópodos con la excepción de algunos terópodos coelofisoideos y oviraptorosaurios en los que el borde está por encima del cóndilo (Rauhut, 2003, 2004). La cara rostral del proceso paraoccipital de *Piatnitzkysaurus* es lisa y no se desarrolla un receso timpánico caudal posterodorsal al receso columelar, como en la mayoría de los terópodos estudiados (Fig. 3.23).

La *crista tuberalis*, se proyecta ventralmente desde la base del proceso paraoccipital, acompañando lateralmente el desarrollo del tubérculo basal (Fig. 3.21). Aparentemente, la rama ventral del opistótico habría sobrepasado el extremo distal del tubérculo basal, pero este sector está erosionado.

Sobre la cara lateral del neurocráneo, el opistótico contacta anteriormente con el proótico, y anteroventralmente con el basiesfenoides mediante la rama ventral del opistótico. Los contactos suturales con estos elementos son claramente discernibles (Fig. 3.23). La sutura entre el opistótico y el proótico es visible por encima del receso columelar, cuya pared dorsomedial está formada por el opistótico. La columela no se preservó, pero dejó su impresión sobre el opistótico en forma de surco columelar, que ingresa en el receso columelar. Dorsalmente al surco columelar, se observan dos surcos más, muy suavemente marcados sobre el hueso, que probablemente corresponden a impresiones dejadas por elementos vasculares como las arterias estapedial y tempororbital (Sedlmayr, 2002). La rama ventral del opistótico contacta anteriormente con el basiesfenoides mediante una sutura recta y vertical que corre ventralmente desde el piso del receso columelar hasta el tubérculo basal (Fig. 3.23).

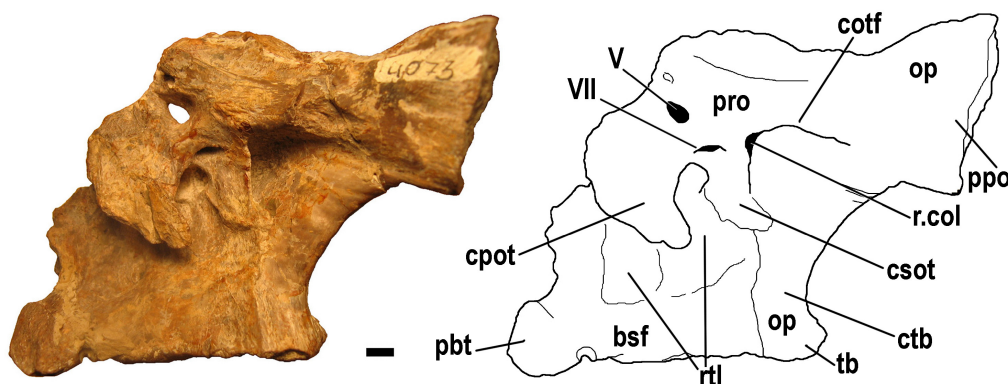


Fig. 3.23. *Piatnitzkysaurus floresi* (PVL 4073). Neurocráneo en vista lateral izquierda. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

### Basioccipital.

Como en el resto de los terópodos estudiados, el basioccipital de *Piatnitzkysaurus* contacta dorsolateralmente con los exoccipitales y anteriormente

con el basiesfenoides. Conforman el sector medial del margen ventral del foramen magno y el sector más posterior del piso de la cavidad endocraneana, en la fosa medular. El basioccipital es el componente principal del cuerpo del cóndilo occipital a la vez que tiene una pequeña participación en la formación del margen ventral del foramen magno.

El contacto basioccipital-exoccipital es una sutura visible sobre la superficie del cóndilo occipital, e indica que este último elemento participa laterodorsalmente en la formación del mismo, como en el resto de los terópodos estudiados (Fig. 3.21). El cóndilo occipital se proyecta levemente en sentido posteroventral. El cuerpo del cóndilo no es esférico, sino que está comprimido anteroposteriormente, como si se tratara de la mitad de una esfera. El borde ventral del cóndilo es afilado, debido a una constricción que circunvala los márgenes laterales y el ventral, donde comienza el cuello del cóndilo. En vista posterior, el cóndilo es de contorno hemicircular, con el borde dorsal casi horizontal, y es más ancho que alto (Fig. 3.21). Esta disposición del cóndilo brinda una superficie de articulación menor que en el caso de un cóndilo esférico o subesférico, por lo que la movilidad entre el cráneo y las vértebras cervicales estaría más restringida en comparación con la movilidad presente en abelisáuridos o tiranosáuridos, que poseen cóndilos prácticamente esféricos.

El cuello del cóndilo, formado medialmente por el basioccipital y lateralmente por los exoccipitales, es corto y presenta un surco dorsal longitudinal medial de 7 mm de diámetro que desaparece al atravesar el umbral del foramen magno (Fig. 3.20). La participación del basioccipital en el borde ventral del foramen magno es evidente solo en el surco longitudinal, cuyos bordes paralelos y rectos se corresponden con el contacto del basioccipital-exoccipital. La función de este surco es incierta y se ha interpretado como la marca dejada por una vena basilar o seno vascular ubicado ventralmente a la médula oblonga (Rauhut, 2004). Un surco de forma y ubicación similar, es producido por el proceso odontoides del axis durante la articulación del cóndilo con el complejo atlas-axis en algunas aves (Baumel y Witmer, 1993). Hasta el momento, no se ha registrado la presencia de un surco en el cuello del cóndilo en terópodos de mayor porte, por lo que el desarrollo del mismo podría estar relacionado con el tamaño del animal, así como también con el estadio

ontogenético ya que los ejemplares que lo presentan (e.g MCF-PVPH 411, *Piatnitzkysaurus* (PVL 407) y el prosaurópodo *Adeopapposaurus* (PVSJ 610) corresponden a individuos pequeños a medianos, y no completamente adultos, donde si bien ha comenzado la fusión entre los elementos óseos del neurocráneo todavía pueden distinguirse algunos contactos suturales entre los mismos.

Los tubérculos basales de *Piatnitzkysaurus* se han preservado prácticamente completos. Se desarrollan ventralmente al cóndilo occipital y consisten en dos proyecciones paralelas y de forma columnar unidas entre sí, mediante una lámina basituberal delgada y laminar. Ventralmente al cóndilo occipital y entre los tubérculos se desarrolla un receso subcondilar verticalmente elongado y poco profundo que los separa claramente (Fig. 3.21). Distalmente, los tubérculos están algo erosionados, pero no incompletos, y en vista ventral se observa claramente que se expanden anteroposteriormente (Fig. 3.24). El extremo distal de la *crista tuberalis* contacta lateralmente al tubérculo basal, al que está firmemente fusionado. Si bien el opistótico no participa en la formación del tubérculo basal, engrosa considerablemente el sector distal del mismo que en vista ventral tiene forma triangular (Fig. 3.24). La distancia entre los tubérculos basales, medida distalmente, es menor que el ancho del cóndilo occipital. Si bien ventralmente no hay contactos suturales visibles entre cada uno de los tubérculos y la rama ventral del opistótico correspondiente, dicho contacto es evidente en vista posterior donde el receso paracondilar los separa longitudinalmente (Fig. 3.21).

### **Basiesfenoides.**

El basiesfenoides es el elemento más importante en la formación del basicráneo y conforma además la mayor parte del piso de la cavidad endocraneana. Contacta posteriormente con el basioccipital, posterolateralmente con la rama ventral del opistótico y dorsalmente con el proótico. Anterodorsalmente probablemente haya contactado con parte del lateroesfenoides, pero este elemento no se ha preservado. El paraesfenoides tampoco se ha preservado.

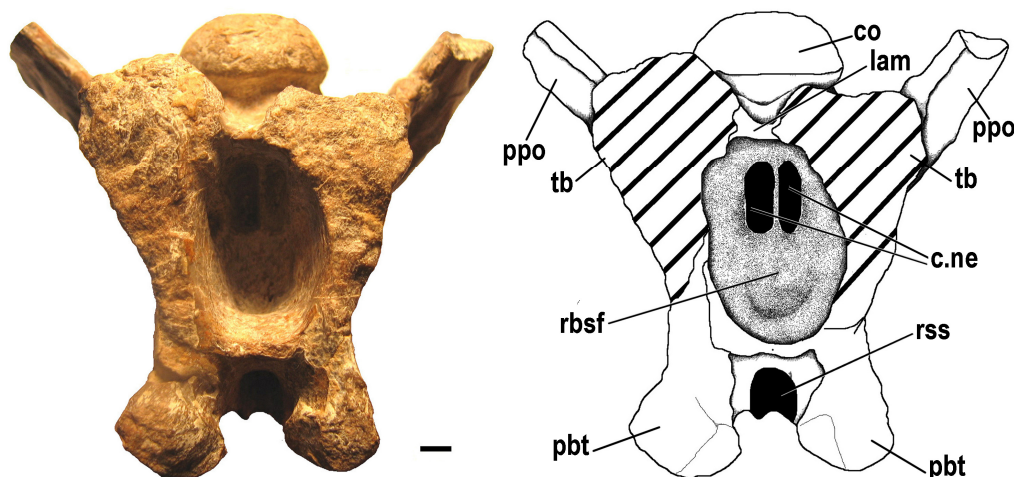


Fig. 3.24. *Piatnitzkysaurus floresi* (PVL 4073). Neurocráneo en vista ventral. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

En *Piatnitzkysaurus*, el basiesfenoides participa en la formación del sector anterior de los tubérculos basales, y conforma la lámina basituberal. Esta lámina transversal de hueso une ambos tubérculos entre si, a la vez que forma la pared posterior del profundo receso basiesfenoidal. El receso basiesfenoidal está ampliamente excavado en la cara ventral del basiesfenoides, delimitado entre los tubérculos basales y los procesos basipterigoideos (Fig. 3.24). Como indicara Rauhut (2004), esta cavidad neumática es de forma cónica, ya que se reduce dorsalmente y se proyecta algo anterodorsalmente dentro del basiesfenoides. La abertura externa del receso basiesfenoidal es de forma cuadrangular y mide 36 mm de largo x 23 mm de ancho. Sobre la pared posterodorsal del receso basiesfenoidal abren dos forámenes neumáticos alargados sagitalmente, separados por un delicado septo medial [Rauhut (2004) las interpreta como una única cavidad separada por un septo]. Cada foramen mide aproximadamente 4 mm de ancho y 13 mm de largo (Fig. 3.24). En el Celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, hay un par de cavidades alargadas en el interior del receso basiesfenoidal que, como mostraron las tomografías, resultaron ser cavidades neumáticas en continuidad internamente con las cavidades neumáticas del cuello del cóndilo occipital. En *Piatnitzkysaurus* las aberturas del receso basiesfenoidal tienen una forma y una posición similar a las aberturas del ejemplar MCF-PVPH 411, por lo que se podría estar frente a la misma situación, aunque al no

contar con tomografías computadas de *Piatnitzkysaurus*, no se puede asegurar que las cavidades se continúen hasta el interior del cuello del cóndilo.

Por delante del receso basiesfenoidal se desarrollan los procesos basipterigoideos, formados íntegramente por el basiesfenoides. En *Piatnitzkysaurus*, los procesos basipterigoideos son proyecciones cortas y algo comprimidas lateromedialmente en su base, si bien distalmente presentan un ensanchamiento transversal que es evidente solamente en una vista ventral (Fig. 3.24). De forma redondeada en vista lateral, los procesos basipterigoideos se encuentran poco desarrollados y se proyectan brevemente anteroventralmente desde el cuerpo del basiesfenoides (Fig. 3.23). Los procesos basipterigoideos se proyectan principalmente anteroventralmente y casi nada lateralmente, divergiendo tan poco de la línea media que se podría decir que son paralelos, mientras que en la mayoría de los terópodos estudiados los procesos basipterigoideos divergen entre sí en menor o mayor grado. Los procesos basipterigoideos de *Piatnitzkysaurus* están unidos entre sí por un puente óseo transversal robusto (no laminar), que forma tanto la pared anterior del receso basiesfenoidal como la pared posterior del receso subselar. La base de los procesos basipterigoideos está en un nivel por delante del foramen del nervio craneano V, mientras que los extremos distales de los procesos se encuentran por debajo del nivel del cóndilo occipital pero aproximadamente al mismo nivel que los tubérculos basales, y por esto último no se observan en vista posterior (Fig. 3.21). La superficie lateral del proceso basipterigoideo es lisa, y no hay un receso basipterigoideo asociado (el “receso basipterigoideo” mencionado por Rauhut (2003), corresponde al sector más anteroventral del receso timpánico lateral). Por lo que se puede apreciar a través de las fracturas, los procesos basipterigoideos de *Piatnitzkysaurus* son macizos. En el extremo distal de cada proceso basipterigoideo, se observan superficies de contacto con el hueso pterigoides.

Ventralmente, el polígono definido entre el par de procesos basipterigoideos y el par de tubérculos basales es más largo que ancho. Sin embargo, es transversalmente más ancho posteriormente que anteriormente. Esto es debido a que la distancia entre los procesos basipterigoideos es menor que la distancia entre los



tubérculos (Fig. 3.24). La distancia anteroposterior que separa el tubérculo basal y el proceso basipterigoideo del mismo lado es de aproximadamente 40 mm.

Sobre la cara lateral del neurocráneo, se observa el contacto del basiesfenoides con la rama ventral del opistótico y con el proótico. El contacto basiesfenoides-opistótico es una sutura vertical, levemente curva posteriormente, desarrollada desde el margen inferior del receso columelar hasta el extremo distal del tubérculo basal (Fig. 3.23). El contacto basiesfenoides-proótico es una sutura interdigitada que corre anterodorsalmente desde el piso del receso columelar hasta la cresta preótica (*preotic pendant*), estructura laminar aliforme formada por ambos elementos, donde la sutura se vuelve más difusa. El basiesfenoides forma el extremo distal y alar de la cresta preótica, que se proyecta primero ventralmente y después se curva posteriormente.

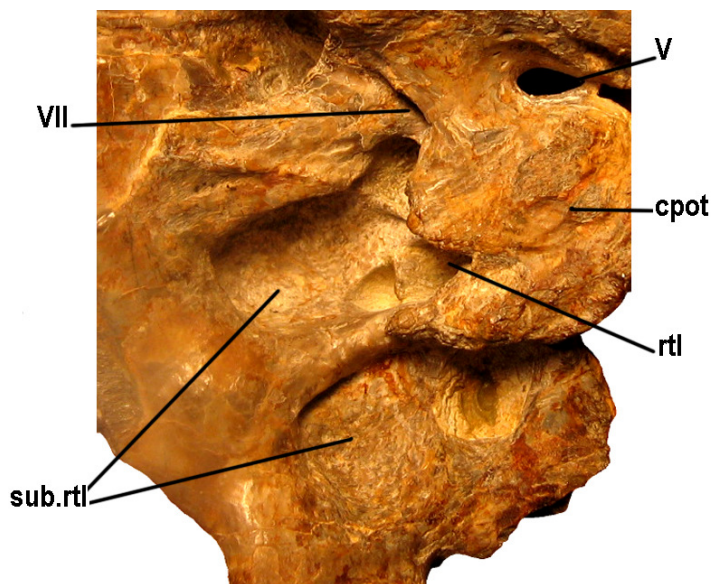


Fig. 3.25. *Piatnitzkysaurus floresii* (PVL 4073). Basicráneo en vista lateral derecha. Detalle del receso timpánico lateral. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

La cresta preótica recubre parcialmente un receso timpánico lateral (Witmer, 1997) bien desarrollado, excavado ampliamente en la cara lateral del basiesfenoides (Figs. 3.23 y 3.25). El receso timpánico lateral se observa mejor del lado derecho,

donde la cresta preótica está incompleta. En *Piatnitzkysaurus*, el receso timpánico lateral es una cavidad profunda, de bordes netos y más o menos rectos que presenta subdivisiones. En el interior del receso, un septo delgado y bajo separa la cavidad principal en un receso posterodorsal profundo y un receso anteroventral poco profundo (Fig. 3.25). El subreceso ubicado más dorsalmente queda parcialmente cubierto por la cresta de la cresta preótica y está a su vez subdividido en al menos cuatro cavidades menores de distinto tamaño, dos dorsales y dos ventrales más pequeñas. En una de esas cavidades ventrales, posiblemente la más anterior y dorsal, abre el foramen por el cual la arteria carótida interna ingresa al basicráneo para desembocar en la fosa pituitaria. En cuanto al subreceso de posición anteroventral, este presenta dos subdivisiones, una anterior y otra posterior, las cuales están ubicadas laterodorsalmente al receso subselar. Estas depresiones poco profundas, quedan separadas de su contraparte en la otra cara del basicráneo, por una delgada placa de hueso ubicada medialmente por debajo de la fosa pituitaria, en lo que sería la base del proceso cultriforme. A este nivel, ambos recesos timpánicos laterales están muy próximos entre si, como puede observarse en una vista anterior (Fig. 3.26).

Anteriormente en el basicráneo, una ruptura deja al descubierto el sector posterior de la fosa pituitaria. La fosa pituitaria de *Piatnitzkysaurus* es una cavidad de forma subtriangular en corte coronal que ventromedialmente está más profundamente marcada, definiendo una cavidad de forma circular y de menor diámetro (Fig. 3.26). Dicha cavidad corresponde probablemente al espacio ocupado por el cuerpo de la glándula pituitaria propiamente dicho. Este espacio se reduce posterodorsalmente hasta alcanzar el tamaño de un foramen de 5,4 mm de diámetro, a través del cual el par de carótidas internas ingresa a la fosa pituitaria. Laterodorsalmente a esta cavidad circular abren el par de forámenes a través de los cuales el nervio VI penetra la fosa pituitaria después de abandonar la cavidad endocraneana y atravesar el *dorsum sellae*, misma condición que se observa en los abelisáuridos y en *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1). Los forámenes craneanos VI miden unos 4 mm de diámetro y se encuentran transversalmente separados entre si por 13 mm de hueso (Figs. 3.26 y 3.27). En *Piatnitzkysaurus* el *dorsum sellae* está algo dañado anterodorsalmente, pero se puede apreciar su espesor.

Ventralmente a la fosa pituitaria se desarrolla la base del proceso cultriforme, y ventralmente a este se observa el receso subselar (Figs. 3.24 y 3.27). El proceso cultriforme no se ha preservado en el ejemplar, pero sí su sector más proximal, probablemente formado por el basiesfenoides. La base del proceso cultriforme está comprimida lateralmente y no es bulbosa ni es neumática como en la mayoría de los terópodos, excepto en troodontidos y oviraptoridos (Makovicky y Norell, 2004; Osmólka *et al.*, 2004). Ventralmente a la base del proceso cultriforme se desarrolla un receso subselar poco profundo, en forma de lágrima, que está delimitado por dos láminas laterales, incompletas, que convergen anterodorsalmente formando una única cresta que probablemente se continuaba anteriormente en el proceso cultriforme (Figs. 3.26 y 3.27). Como fuera mencionado anteriormente, la pared posterior del receso subselar está formada por la barra ósea que une transversalmente ambos procesos basipterigoideos, y que separa a su vez el receso subselar anteriormente del receso basiesfenoidal posteriormente. En *Piatnitzkysaurus*, el receso subselar se observa principalmente en vista ventral, y parcialmente en vista anterior (Fig. 3.26).

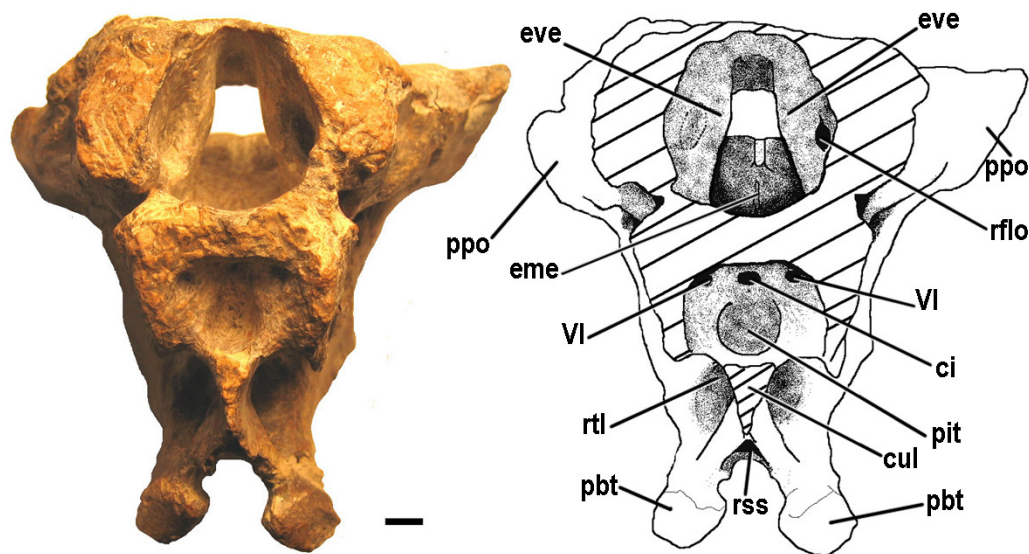


Fig. 3.26. *Piatnitzkysaurus floresi* (PVL 4073). Neurocráneo en vista anterior. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

Endocranealmente, en el piso de la fosa medular, el basiesfenoides porta una pequeña cresta laminar longitudinal medial, de unos 17 mm de largo y 3 mm de alto (Figs. 3.22 y 3.26). Esta estructura corresponde a la eminencia medular (*eminencia medullaris*) que Huene (1908) describe en *Plateosaurus*, y que también se encuentra presente en el prosaurópodo *Adeopapposaurus* (Martínez, en prensa; PVSJ-568) y en algunos otros pocos terópodos (ver Capítulo 4, sección 4.3.2). A ambos lados de la eminencia medular, se observan sendos surcos o depresiones longitudinales suavemente marcadas en el piso de la fosa medular. Por delante de estas marcas, el piso de la cavidad endocraneana se vuelve liso hasta el *dorsum sellae*. El piso de la fosa medular, que comprende desde el umbral del foramen magno hasta el *dorsum sellae*, presenta una inflexión fuertemente marcada por delante de la eminencia medular. Esta flexión, que en un molde endocraneano se conoce como *flexura pontina*, separa la médula oblonga de la parte media del encéfalo.

### **Proótico.**

Como en el resto de los terópodos, el proótico contacta posteriormente con el opistótico, ventralmente con el basiesfenoides y anteriormente con el lateroesfenoides, mientras que dorsalmente el contacto con el resto preservado del parietal no es una sutura visible.

En *Piatnitzkysaurus*, se observa claramente como el proótico emite posteriormente una rama dorsal y una rama ventral (Fig. 3.23). Contacta con el opistótico mediante la larga proyección que emite posterodorsalmente, la cual solapa la base del proceso paraoccipital, dorsal al receso columelar. Este contacto es una sutura clara sobre todo en los márgenes del receso columelar, el cual queda delimitado entre el opistótico y el proótico. Ventralmente al receso columelar, el proótico emite una proyección posteroventral. Esta contacta distalmente la rama ventral del opistótico y ventralmente al basiesfenoides, mediante una sutura interdigitada (Fig. 3.23). Mientras que el proceso posterior del proótico que contacta con el opistótico se observa comúnmente en los terópodos estudiados, no lo es así el proceso ventral posteroventral debido a que dicha sutura se pierde antes durante la ontogenia por fusión.

En *Piatnitzkysaurus*, el proótico conforma los márgenes posterior y dorsal del foramen del nervio craneano V (Trigémico), mientras que el margen anterior probablemente esté formado por el lateroesfenoides, elemento que no se preserva en el ejemplar PVL 407. El foramen V tiene forma de lágrima con el extremo delgado dirigido hacia delante y mide unos 9 mm de largo y 6 mm de ancho (Figs. 3.23 y 3.25). Debido a la erosión que presenta el sector, no es posible determinar la existencia de un foramen separado para la rama oftálmica del nervio Trigémico. Posteroventralmente al foramen V y en un nivel levemente inferior a este, se encuentra el foramen del nervio craneano VII (Facial). Este foramen es pequeño y dorsoventralmente comprimido, en forma de ojo. Mide unos 7 mm de largo por 2 mm de ancho, y su abertura se orienta posteroventralmente. Del extremo dorsal del foramen VII sale un surco casi imperceptible, de 1 mm de diámetro, que se dirige horizontalmente hacia atrás y que corresponde a la impresión dejada por la rama hiomandibular del nervio Facial, mientras que del extremo ventral del foramen sale otro surco que se dirige ventralmente hacia el receso timpánico lateral, el cual corresponde a la impresión dejada por la rama palatina del mismo nervio (Fig. 3.25).

El receso columelar, delimitado entre el opistótico posteriormente y el proótico anteriormente, es una abertura relativamente grande y orientada posteriormente. En vista lateral tiene forma triangular y mide unos 13 mm dorsoventralmente, presentando al menos el doble de diámetro que el foramen craneano V (Fig. 3.23). Anteroventralmente a los forámenes craneanos V y VII, el proótico participa en la formación del sector proximal de la cresta preótica. Allí, la sutura entre el proótico y el basiesfenoides se vuelve difusa debido al grado de fusión alcanzado y el contacto entre ambos elementos estaría indicado por un surco que corre posteriormente sobre esta estructura. En *Piatnitzkysaurus*, el basiesfenoides es el elemento principal en la formación de la cresta preótica. Entre la cresta preótica y el receso columelar, y ventralmente al foramen craneano VII, el proótico desarrolla una prolongada proyección alar adosada a la pared lateral del neurocráneo (Fig. 3.23). Esta cresta, que proximalmente separa el foramen VII del receso columelar, se denomina en esta Tesis **cresta subótica**, y está presente en *Sinraptor* (IVPP 10600), en los tiranosáuridos *Gorgosaurus* (TMP 94.12.602) y *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01), y en *Allosaurus* (UUV 5961). Tanto en *Piatnitzkysaurus* como en

*Sinraptor*, la cresta subótica está separada de la cresta preótica por una muesca pero parecen estructuras continuas, mientras que en los otros taxones mencionados la cresta subótica es una estructura claramente independiente de esta última.

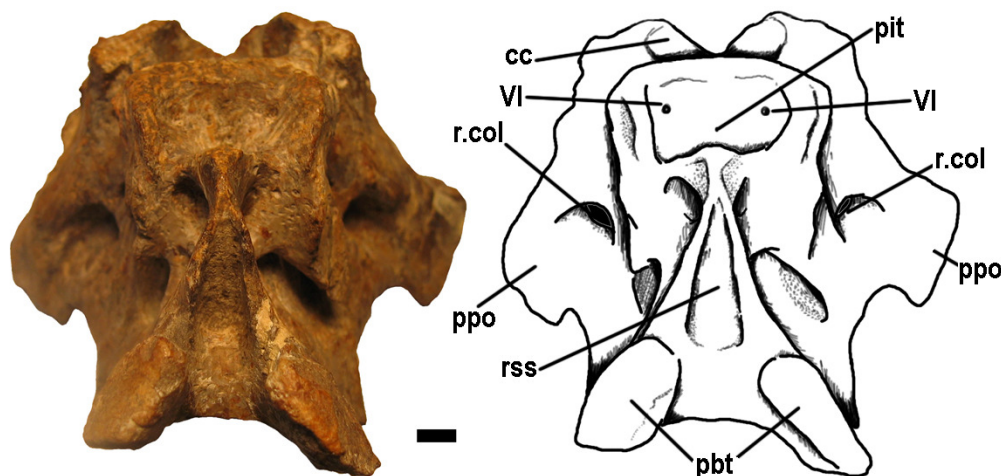


Fig. 3.27. *Piatnitzkysaurus floresi* (PVL 4073). Neurocráneo en vista anteroventral. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

Endocranealmente, por delante de la *fovea ganglii vagoglosopharyngealis*, el complejo opistótico-proótico-epiótico conforma la pared medial de la cápsula ótica, que se evidencia como la eminencia vestibular, proyectada hacia la cavidad endocraneana (Figs. 3.21 y 3.26). Sobre la cara anterior de la eminencia medular se desarrolla el receso flocular, cavidad ciega que está en estrecha relación con el canal semicircular anterior del oído interno (Fig. 3.26). En *Piatnitzkysaurus*, el receso flocular tiene una abertura que es de forma ovalada, y mide aproximadamente unos 11 mm de alto por 5 mm de ancho. Al igual que en otros terópodos estudiados, el eje mayor del receso flocular no es vertical, sino que está posteroventralmente inclinado. Anteroventralmente al receso flocular, se observa el foramen interno del nervio craneano V. Los forámenes internos del nervio craneano VI (*Abducens*), no se observan en el material, pero por la ubicación que muestran las aberturas de salida, dentro de la fosa pituitaria, habrían estado bastante separados entre sí y de la línea media sobre el *dorsum sellae* en la cavidad endocraneana.

### 3.2.4. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411

#### Paleontología sistemática

THEROPODA Marsh, 1881

COELUROSAURIA Huene, 1914a

**Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411** (Coria y Currie, 2002b)

(Figs. 3.28-3.53)

**Material:** MCF-PVPH 411. El material estudiado de este ejemplar corresponde a un neurocráneo completo y desarticulado del resto de los elementos craneanos. Todos los elementos óseos que componen el neurocráneo se han preservado, incluyendo el techo craneano (parietales y frontales), basioccipital, basiesfenoides, complejo exoccipital-opistótico, supraoccipital, lateroesfenoides, proótico, orbitoesfenoides y complejo etmoidal (esfenetmoides y mesetmoides fusionados) separado del neurocráneo.

**Localidad y Horizonte:** Sierra Barrosa, 15 Km. al Oeste de la ciudad de Plaza Huincul, Provincia de Neuquén. Formación Portezuelo (?), Turoniano (?), Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Coria y Currie, 2002b).

#### Descripción

La preservación del neurocráneo del ejemplar MCF-PVPH 411 es excepcional en cuanto a la calidad como también en la cantidad de los elementos óseos y estructuras preservadas. Este neurocráneo prácticamente no sufrió deformación diagenética, si bien presenta una asimetría bilateral leve que es producto de una patología que afectara el lado izquierdo del animal en vida. Casi la totalidad de los contactos suturales entre los elementos óseos involucrados en la formación del neurocráneo son visibles, facilitando tanto su identificación como la de las estructuras que forman. Todas las estructuras neurocraneanas están completas e incluyen desde los conspicuos procesos paraoccipitales y procesos basipterigoideos, hasta las estructuras más delicadas y laminares, como son el proceso cultriforme o internamente los canales semicirculares del laberinto óseo del oído interno. A su vez,

los forámenes correspondientes a los nervios craneanos (I, II, III, IV, V, VI, VII, IX-XI y XII) son identificados en la superficie externa del neurocráneo, así como también el receso columelar y los forámenes correspondientes a los elementos vasculares que atraviesan la caja craneana, como las venas cerebrales *capitis dorsalis*, la arteria carótida interna o las venas pituitarias. El tamaño del animal está estimado en aproximadamente 7 m de longitud (Coria y Currie, en prensa). Sin embargo, la presencia de numerosas suturas visibles entre los elementos que conforman el neurocráneo, como la ausencia de fusión entre determinados elementos lindantes (e.g. sutura interparietal que se pierde en individuos adultos), y otros indicios presentes en el esqueleto postcraneano del espécimen (e.g. fusión de las espinas neurales a los centros vertebrales (Coria *et al.*, 2001)), estarían indicando que se trata de un individuo sub-adulto.

La marcada asimetría bilateral que presenta el material, es resultado en gran medida de un proceso patológico, probablemente una infección desarrollada en vida sobre el lado izquierdo del cráneo, que afectó la formación de los huesos de ese lado, principalmente de los endocondrales. Si bien en el cráneo de cualquier vertebrado existe una asimetría “esperable” debido a las diferencias mínimas que son producto de la variabilidad de los caracteres individuales, como ser la rugosidad de un hueso como el frontal que a veces es mayor de un lado que del otro, o el número diferente de forámenes para el nervio craneano XII a cada lado del cóndilo occipital en un mismo individuo observado en ejemplares actuales de *Crocodylia* (Gasparini com. pers.) y en algunos tiranosáuridos (Currie com. pers.), en el ejemplar MCF-PVPH 411 la asimetría definitivamente responde a otra situación. La identificación de la o las causas de esta patología (e.g. metástasis, exostosis, presencia de tumores o infecciones) no son tratadas en este estudio, pero es evidente a partir del grado de reabsorción del hueso, que el animal sobrevivió un tiempo prolongado con esta afección. En este neurocráneo se observan diferencias importantes en el largo, tamaño, forma y rugosidad entre los huesos del lado izquierdo con respecto al derecho, así como también en el tamaño, forma y distribución relativa de las aberturas correspondientes a los forámenes de los nervios craneanos, las cuales tienden a ser de bordes irregulares en el lado afectado. A su vez hay un claro “corrimiento” hacia delante del lado izquierdo con respecto del lado derecho sobre el



plano sagital, que se evidencia también en la secuencia coronal de las tomografías, en donde los forámenes de un lado (el izquierdo) aparecen primero que del otro. En el lado afectado la superficie del hueso presenta rugosidades, mientras que contrariamente es lisa en el lado derecho. El proceso paraoccipital del lado afectado presenta un acortamiento notorio y un ensanchamiento distal, a la vez que algunas “lagunas” o falta de osificación entre el proótico- opistótico y entre el opistótico-supraoccipital. Las aberturas para los nervios craneanos X y XII son más grandes en el lado izquierdo que las del lado derecho, y la cresta nuchal está levemente deformada presentando un ensanchamiento anteroposterior sobre el margen dorsal. Sobre el sector ensanchado, la cresta nuchal presenta anteriormente dos orificios grandes, semicirculares, que comunican con una cavidad interna en común, que el nombrado ensanchamiento. Estos orificios podrían estar relacionados con la causa de la infección, si se considerara la posibilidad de que sean marcas de dientes (Currie com. pers). Sin embargo, no es posible analizar la estructura de estas marcas, debido a que el hueso ha sido reabsorbido en los bordes y por debajo de las mismas eliminando toda evidencia, como marcas de dentículos, estrías, etc.

### **Parietales**

Los parietales contactan posteriormente con el supraoccipital, posterolateralmente con el opistótico, ventralmente con el proótico y con el lateroesfenoides y anteriormente con los frontales. Las suturas con todos estos elementos son visibles.

En el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, el parietal es un elemento axialmente corto en relación al largo del frontal, incluyendo los procesos nasales (Fig. 3.28). Los parietales no están fusionados entre sí a lo largo de la línea media por lo que la sutura interparietal es claramente visible, a diferencia de lo que ocurre en la mayoría de los terópodos estudiados, tanto juveniles como adultos, en los cuales los parietales están fusionados. La sutura interparietal es una línea casi recta en el techo craneano, de 32 mm de longitud, medidos desde la cresta nuchal hasta el contacto frontoparietal.

Los parietales están ampliamente excavados dorsalmente por las fosas supratemporales, las cuales están próximas entre sí y a la línea media, quedando separadas por una barra sagital angosta y roma de aproximadamente 10 mm de ancho transversal (Fig. 3.28). La sutura interparietal corre sagitalmente sobre la barra sagital, que es horizontal pero no plana, sino levemente convexa. Si bien la distancia entre ambas fosas supratemporales es mínima, en el ejemplar MCF-PVPH 411 las fosas no confluyen sobre la línea media, y no se desarrolla una cresta sagital. La ausencia de una cresta sagital, es un estado primitivo dentro de los terópodos, con la excepción de Tyrannosauridae y Troodontidae (Currie y Zhao, 1993b). En el ejemplar MCF-PVPH 411, el parietal está fuertemente inclinado lateroventralmente, como así también los frontales, ofreciendo una superficie extremadamente amplia para la inserción de la musculatura temporal. La superficie dorsal expuesta del parietal corresponde a la barra sagital, y no muestra ningún tipo de ornamentación.

La cresta nuchal en el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, es medianamente profunda, presentando una altura que no supera en dos veces la altura del foramen magno (3.34). Se trata de una cresta nuchal baja, que no sobrepasa dorsalmente el nivel del techo craneano en el sector interorbital, sino que el borde más dorsal de la cresta se mantiene al mismo nivel que el del techo craneano, a diferencia de las altas crestas nuchales presentes en los abelisáuridos y tiranosáuridos que se desarrollan por encima del techo craneano. Esta estructura ofrece posteriormente una superficie de inserción para algunos de los músculos del cuello que permiten los movimientos de flexión dorso-ventral de la cabeza (Snively, 2006). La cresta nuchal no forma en vista dorsal una línea transversal al eje axial, sino que tiene forma de “V”, con el vértice dirigido hacia delante (Fig. 3.28). Es, sin embargo, una estructura transversal al plano sagital en cuanto que se ubica sobre un plano vertical, como en la mayoría de los terópodos con la excepción de los carcharodontosáuridos. El borde dorsal de la cresta nuchal no se desarrolla dorsalmente sobrepasando ampliamente al supraoccipital, como en *Sinraptor dongi* (IVPP 10600), lo cual se considera una condición primitiva en relación a los tiranosáuridos y troodontidos (Currie y Zhao, 1993b) en los cuales la cresta nuchal se desarrolla ampliamente por encima del supraoccipital. El espesor promedio de la cresta es de 5 mm en el lado derecho, que no presenta deformación por patologías, mientras que en el izquierdo supera los 11 mm de espesor.

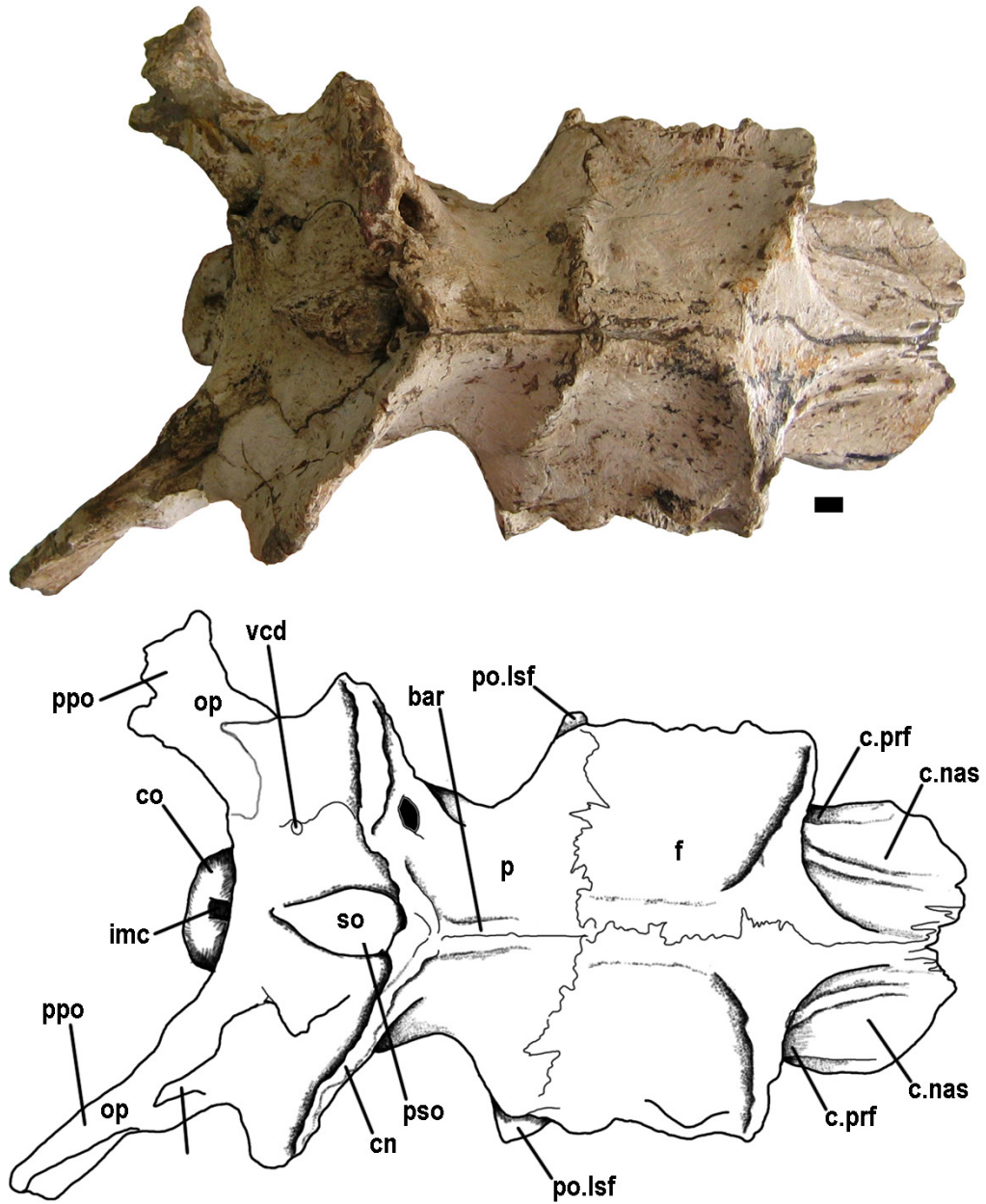


Fig. 3.28. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Neurocráneo en vista dorsal. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

El ala posterolateral del parietal, es relativamente corta y baja. Se adelgaza abruptamente culminando en una proyección posterior delicada y afilada que se apoya anterodorsalmente sobre la base del proceso paraoccipital, tomando de esta manera contacto con el opistótico (Figs. 3.34 y 3.48). El parietal presenta el ancho máximo transversal sobre la cresta nugal. En la cara anterior de la cresta nugal, sobre el lado izquierdo, se observan las dos aberturas mencionadas anteriormente, que podrían indicar el origen de la infección, la cual se desarrolló durante un período de tiempo largo previo a la muerte del individuo (Fig. 3.28). El hueso del borde de estas cavidades fue reabsorbido durante la infección, por lo que no es posible determinar si se trataba de marcas de dientes.

Posteriormente, el parietal contacta con el supraoccipital, elemento que no acompaña a la cresta nugal en toda su extensión. Ambos parietales envuelven posterolateralmente al supraoccipital, delimitando con este los forámenes para el par de venas cerebrales *capitis dorsalis* (Fig. 3.34). Los parietales techan el sector más posterodorsal de la cavidad endocraneana, junto con el supraoccipital. En ese punto, la cavidad endocraneana se proyecta sagitalmente y dorsalmente alcanzando el espacio sin osificar entre el parietal y el supraoccipital. Esto es congruente con la presencia de un seno vascular sagital alto, presente en el endocráneo de otros terópodos como tiranosáuridos (LACM 150167, TMP 2001.36.01) y *Sinraptor dongi* (IVPP 10600).

El parietal contacta con el frontal a lo largo de una sutura que es transversal al plano axial. Esta sutura es sinuosa y se encuentra engrosada cerca de la línea media (Fig. 3.28). El engrosamiento de la sutura frontoparietal resulta de una mayor depositación de hueso sobre la misma, que se presenta en relieve proyectándose hacia la fosa supratemporal, como en *Sinraptor dongi* (Currie y Zhao, 1993b; IVPP 10600), *Acrocanthosaurus* (Currie y Carpenter, 2000), algunos tiranosáuridos como *Albertosaurus* sp. (TMP 81.10.01) y *Gorgosaurus libratus* (TMP 94.12.602), *Poekilopleuron?* (Allain, 2002) y, algo menos levemente marcada, en *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) y en *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236). Esta sutura frontoparietal engrosada interrumpe la continuidad de la fosa supratemporal, posiblemente indicando la división de dos paquetes musculares.

Endocranealmente, la sutura frontoparietal no es transversal, sino en forma de “V”, debido a que el parietal presenta un proceso anteromedial a modo de cuña que separa posteroventralmente ambos frontales (Fig. 3.29). En *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073) y en un frontal aislado de Theropoda indet. (MCF-PVPH 320, Fig. 2.16) (Paulina Carabajal y Coria, 2006) se da una situación inversa, con un proceso medial anterodorsal del parietal que separa posterodorsalmente a los frontales, mientras que ventralmente el contacto frontoparietal es transversal. En los tiranosáuridos, la cuña del parietal separa los frontales completamente, por lo que la sutura frontoparietal tiene forma de “V” dorsal y ventralmente. La presencia de una cuña medial del parietal solapando y/e intercalándose entre los frontales podría ser resultado de un refuerzo del contacto para evitar movimientos entre los elementos del techo craneano, ya sean dorsoventrales o laterales. En *Allosaurus*, la sutura frontoparietal es transversal pero sumamente interdigitada, lo que según estudios biomecánicos, le permitía al techo del cráneo disipar las fuerzas producidas por la mordida del animal sin afectar al neurocráneo (Rayfield *et al.*, 2001).

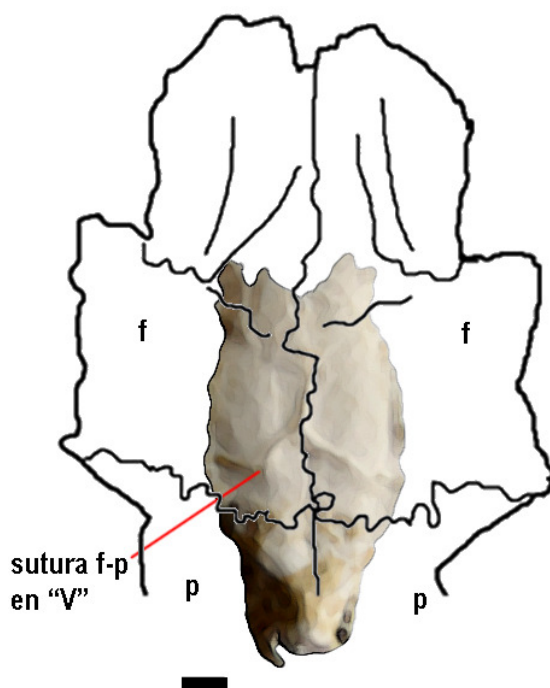


Fig. 3.29. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Molde endocraneano y contorno del techo craneano en vista dorsal superpuestos. La línea en rojo señala la sutura frontoparietal sobre el molde endocraneano, que presenta forma de “V”. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

Ventralmente, el parietal contacta con el proótico y con el lateroesfenoides. El contacto parietal-proótico es anteroposteriormente corto, y si bien la sutura no es visible, el contacto entre ambos elementos se reconoce como un surco recto y profundo, que se continúa posteriormente y dorsalmente al proceso paraoccipital (Fig. 3.48). El contacto parietal-lateroesfenoides, en cambio, es una clara sutura que se observa sobre la pared medial de la fosa supratemporal. Se trata de una sutura en forma de “V” invertida cuya rama posterior es poco sinuosa mientras que la rama anterior es prácticamente recta (Fig. 3.48).

### **Frontales.**

Los frontales contactan posteriormente con los parietales y ventralmente con los lateroesfenoides, orbitoesfenoides y esfenetmoides. A su vez, se observa en cada frontal las superficies de contacto para el hueso nasal anteriormente, el prefrontal anterolateralmente y para el lagrimal y el postorbital lateralmente. Todos estos contactos son suturas visibles.

Los frontales son los elementos más conspicuos del techo del neurocráneo del celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, alcanzando 110 mm de largo incluyendo los procesos nasales (Fig. 3.28). Cada frontal individual es más largo que ancho y de forma subcuadrangular, adelgazándose sólo anteriormente, donde se desarrolla el proceso nasal para la articulación con el hueso nasal. Cuando no se tiene en cuenta el proceso nasal, el frontal es aproximadamente tan largo como ancho.

Ambos frontales están ampliamente excavados por las fosas supratemporales, las cuales se desarrollan prácticamente sobre toda la superficie dorsal de los mismos, excepto el sector romboidal anterior (Fig. 3.28). Ese sector romboidal corresponde a la parte de los frontales que no queda cubierto medialmente por los nasales ni está afectado posteriormente por las fosas supratemporales, delimitado anteriormente entre el contacto frontal-nasal y posteriormente por los márgenes anteriores de las fosas supratemporales (Fig. 3.28). La superficie dorsal de este rombo es plana y lisa y está inclinada anteroventralmente con respecto a la barra sagital, que es horizontal. Esta superficie romboidal constituye, junto con la barra sagital, las únicas superficies expuestas del frontal en el techo craneano.

Cada frontal se inclina lateroventralmente a ambos lados de la barra sagital, conformando un techo craneano con forma de “techo a dos aguas”. En un corte coronal de tomografía computada, se aprecia la forma triangular del techo craneano formado por el par de frontales y el gran espesor que presentan estos elementos, sobre todo en el contacto interfrontal (Fig. 3.30). Si bien también se observa una forma triangular en un corte transversal de los frontales en los tiranosáuridos, sobre todo en el sector posterior de los mismos, ésta resulta de la presencia de una cresta sagital, la cual se proyecta dorsalmente desde un techo craneano que es, básicamente horizontal. En el ejemplar MCF-PVPH 411 toda la superficie inclinada lateroventralmente del frontal está afectada por las fosas supratemporales, característica que no se observa en ningún otro terópodo estudiado.

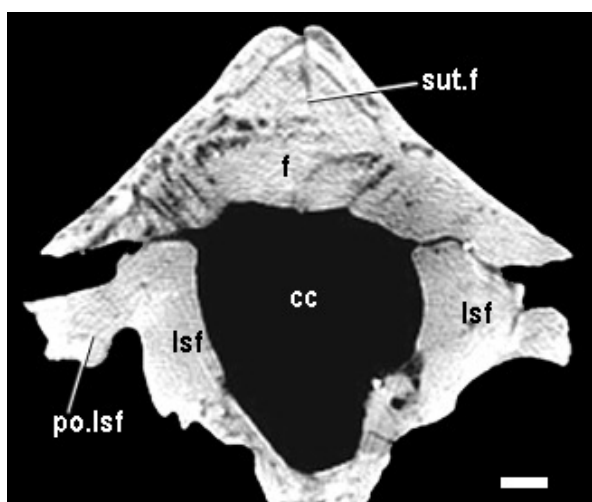


Fig. 3.30. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Tomografía, corte coronal del neurocráneo al nivel interorbitario del frontal. Abreviaturas en pág. 19.

Las fosas supratemporales están próximas entre sí, separadas por una barra sagital de 15 mm de ancho transversal. Los márgenes mediales de las fosas son paralelos y se acercan más a la línea media sobre el parietal. Los márgenes anteriores de ambas fosas supratemporales no son transversales al eje axial, sino que se proyectan anterolateralmente, divergiendo desde la línea, de manera tal que en vista dorsal conforman una “V” con el vértice apuntando hacia atrás (Fig. 3.28). Esta disposición del margen anterior de las fosas supratemporales es otra característica del

frontal que no está presente en el resto de los terópodos estudiados, en los cuales el margen anterior de la fosa supratemporal es generalmente transversal al eje axial (e.g. ejemplar MCF-PVPH-320) o es una combinación de transversal y curvo y cóncavo hacia atrás (e.g. *Herrerasaurus*), excepto tal vez por el espinosáurido *Suchomimus tenerensis* (Serenó *et al.*, 1998, fig. 2C).

Ambos frontales contactan posteriormente con los parietales a lo largo de una sutura transversal que culmina lateralmente justo al nivel del proceso postorbital del lateroesfenoides. La sutura fronto-parietal es nítida y festoneada, sobre todo cerca de la línea media, donde además está engrosada por depositación de hueso. La sutura interfrontal en cambio, es poco sinuosa, sobre todo en el sector anterior excepto por una única interdigitación al nivel del margen anterior de la fosa supratemporal, y por un segmento densamente festoneado posteriormente, cerca del contacto con el parietal (Fig. 3.28). La sutura interfrontal mide 96 mm de largo total, de los cuales 30 mm corresponden al sector delimitado entre las fosas supratemporales, 41 mm corresponden al sector de forma romboidal por delante de las fosas supratemporales y 25 mm corresponden a los procesos nasales (Fig. 3.28).

En el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, el contacto fronto-nasal no es transversal, sino que en vista dorsal presenta forma de “V” con el vértice orientado anteriormente, debido a que ambos frontales emiten una proyección medial de forma triangular entre los nasales (Fig. 3.28). Los procesos nasales de los frontales forman una amplia plataforma excavada en el sector anterior de ambos frontales, por delante del contacto con el hueso prefrontal. Estos procesos representan más de un tercio del largo total del frontal, como en *Giganotosaurus* (Coria y Currie, 2002a). Los procesos nasales del ejemplar MCF-PVPH 411 no son triangulares, sino que los bordes laterales de los mismos son relativamente paralelos. Su ancho transversal se mantiene a lo largo de toda su extensión y anteriormente los procesos culminan más o menos de manera abrupta. Cada proceso nasal porta dorsalmente una prominente cresta longitudinal (subdividida en dos del lado izquierdo) que corre a lo largo de casi toda la extensión del proceso. Esta cresta probablemente encastra en un surco ventral en el hueso nasal, impidiendo movimientos laterales entre ambos elementos (Fig. 3.28).



La superficie de contacto que cada frontal ofrece al hueso prefrontal se encuentra lateralmente al proceso nasal (Fig. 3.31A). Es una pequeña muesca de forma triangular excavada profundamente en el frontal, de manera que este recubre posteriormente al prefrontal articulado (Fig. 3.31B). Este tipo de contacto responde al descrito como proyección-en-cavidad (*peg-in-socket*) para los terópodos *Poekilopleuron? valdesdunensis* y *Allosaurus* (Allain, 2002). El prefrontal derecho del ejemplar MCF-PVPH 411, que se preservara de forma desarticulada, es extremadamente reducido, por lo que parte de la superficie de contacto lateral del frontal entra en contacto extensamente con el lagrimal, como en los abelisáuridos, dromeosáuridos, oviraptorosaurios, troodontidos y tiranosáuridos (Rauhut, 2003).

El proceso postorbital del frontal no se diferencia marcadamente del resto del borde lateral del frontal en vista dorsal, como sí ocurre en *Troodon inequalis* (e.g. TMP-98.93.1, TMP-79.08.01), *Sinraptor dongi* (Currie y Zhao, 1993a, IVPP 10600) o *Struthiomimus* sp. (TMP-90.26.01) (Figs. 2.14A, 2.15A, 2.17A). Sin embargo, el proceso postorbital ofrece lateralmente una importante superficie de contacto, de forma oval con el eje mayor orientado anteroposteriormente (Fig. 3.31A). Esta superficie de contacto es rugosa y presenta una serie de estrías orientadas dorsoventralmente, similar a lo que se observa en el proceso postorbital del frontal del terópodo indet. MCF-PVPH 320 (Fig. 2.16C). Posteroventralmente, el proceso postorbital del frontal proyecta un pequeño "alerón" redondeado y cóncavo hacia abajo, cuya base mide unos 13mm anteroposteriormente (Fig. 3.31A). Esta proyección se ubica anterodorsalmente al proceso postorbital del lateroesfenoides y también entra en contacto con el hueso postorbital, formando parte de la articulación. Anterodorsalmente al proceso postorbital del frontal se desarrolla una pequeña proyección alar, la cual no toma contacto con el hueso postorbital (Figs. 3.28, 3.31A). Entre dicha proyección y el proceso postorbital del frontal queda delimitada una pequeña depresión sin bordes netos. Una muesca similar, pero de bordes netos, se observa anterodorsalmente al proceso postorbital del ejemplar MCF-PVPH 320 (Fig. 2.16A), pero no está presente en el resto de los terópodos estudiados.

Los huesos postorbital y lagrimal no llegan a tomar contacto entre sí, pero limitan la participación del frontal en el margen de la órbita al mínimo, siendo solo

de unos pocos milímetros (Fig. 3.31B). Esta situación es similar a la que se observa en sinraptóridos, allosáuridos y tiranosáuridos (Currie y Zhao, 1993b), donde la participación del frontal en el margen orbitario está limitada por la proximidad entre el postorbital y el lagrimal/prefrontal. En estos terópodos, la excusión total del frontal del margen orbitario se daría con el tiempo, a lo largo del desarrollo ontogenético, como es el caso para algunos tiranosáuridos (Currie com. pers).

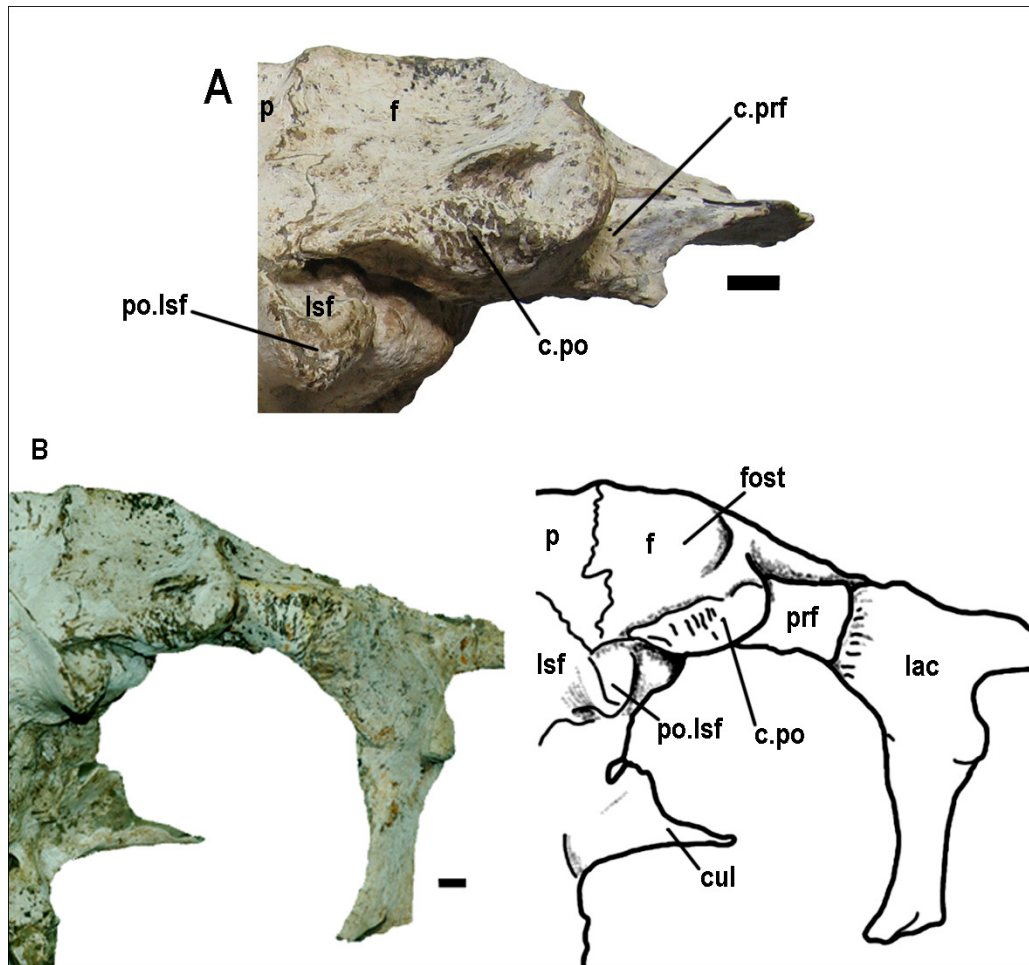


Fig. 3.31. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Sector anterior del frontal en vista lateral derecha. Detalle de la superficie de contacto con el prefrontal (A) y detalle del contacto frontal-prefrontal-lagrimal (B). Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

En el celurosaurio indet. MCF-PCPH 411 la parte orbitaria del frontal está pobremente desarrollada lateralmente (Figs. 3.28 y 3.48), como en el terópodo indet. MCF-PVPH 320 (Paulina Carabajal y Coria, 2005) (Fig. 2.16B) y a diferencia de la

importante proyección lateral orbitaria presente en la mayoría de los terópodos (e.g. *Sinraptor* (IVPP 10600), *Giganotosaurus* (MUCV-CH 1), *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073)). Se trata de un neurocráneo de apariencia globosa, de paredes laterales que se encuentran alejadas de la línea media en relación al borde lateral del frontal.

Ventralmente, cada frontal contacta con el lateroesfenoides y con el orbitoesfenoides de su mismo lado. Como fuera mencionado anteriormente, el contacto entre el frontal y la pared lateral del neurocráneo (lateroesfenoides y orbitoesfenoides) es un contacto claro, festoneado y ubicado en un profundo surco. El contacto frontal-lateroesfenoides corresponde al segmento anteroposterior comprendido por el proceso postorbital del lateroesfenoides, mientras que el contacto frontal-orbitoesfenoides corresponde al segmento que se encuentra por delante de dicho proceso, y que es de mayor longitud (Fig. 3.48).

En el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, el frontal contacta ventralmente con un esfenetmoides osificado, que no está fusionado al frontal. Sobre la cara ventral del frontal, las superficies de contacto con el esfenetmoides se observan como pequeñas depresiones longitudinales en forma de coma y cóncavas hacia la línea media (Fig. 3.32). Cuando se articula el esfenetmoides y los frontales, queda un hiato de 10 mm de longitud entre el primero y el orbitoesfenoides. En este hiato, el frontal presenta una serie de estrías transversales al eje axial muy bien marcadas, que evidencian el contacto con un elemento intermedio al esfenetmoides y el orbitoesfenoides, que probablemente permaneciera en estado cartilaginoso (septoefenoides?). Una situación similar, con un esfenetmoides osificado pero no fusionado al neurocráneo, que queda separado del orbitoesfenoides por un pequeño hiato, se observa también en *Sinraptor dongi* (IVPP 10600). La presencia de un elemento osificado identificado como septoefenoides, ocupando el espacio entre el orbitoesfenoides y esfenetmoides y formando el sector más proximal de la cavidad del tracto olfatorio, fue mencionada para *Acrocanthosaurus* (Welles y Langston, sin/publ.), mientras que en los tiranosáuridos (e.g. *Daspletosaurus* (TMP 2002.36.01), *Gorgosaurus* (ICM 2001.891) y *Tyrannosaurus* (BHI 3033)) no hay un espacio sin osificar entre el orbitoesfenoides y el esfenetmoides, que contactan entre sí mediante una sutura transversal claramente visible (Fig. 5.4A).

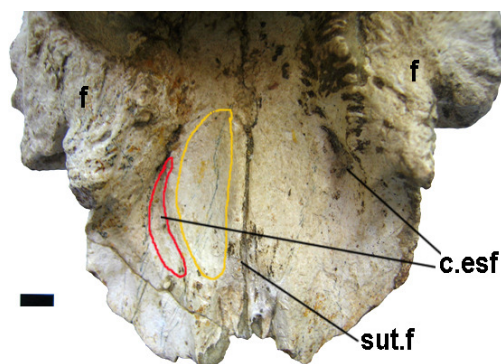


Fig. 3.32. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Frontales en vista ventral, detalle del contacto sutural con el esfenetmoides (en rojo) e impresiones de los bulbos olfatorios (en amarillo). Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

En el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 el frontal techa tanto la cavidad del tracto olfatorio como la cavidad de los bulbos olfatorios, debido a que el esfenetmoides tiene forma de “U”. En *Abelisaurus* (MPCA 11.098), *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) y en los tiranosáuridos (Ali, *et al.*, 2008), el frontal queda excluido de la cavidad de los bulbos olfatorios y del extremo más distal de la cavidad del tracto olfatorio debido a que el esfenetmoides se cierra dorsalmente como un anillo (Fig. 5.4B,F). El tracto olfatorio quedó suavemente marcado en el frontal del ejemplar MCF-PVH 411 como un hundimiento en el hueso, que se ensancha anteriormente donde comienza la cavidad que ocupaban los bulbos olfatorios, los cuales divergían levemente de la línea media (Fig. 3.32). El ancho mínimo de la cavidad del tracto olfatorio medido sobre la cara ventral del frontal es de 20 mm, y no supera los 20 mm de largo. En comparación con el tracto olfatorio de los abelisáuridos o de *Giganotosaurus*, se trata de un tracto olfatorio relativamente corto. Las impresiones de los bulbos olfatorios sobre la cara ventral del frontal son alargadas, poco profundas y se ubican internamente a las marcas del contacto con el esfenetmoides, midiendo unos 26 mm de largo y unos 11 mm de ancho (Fig. 3.35).

En el Celurosaurio indeterminado MCF-PVPH 411, el ángulo occipitofrontal (Coria y Currie, 2002a) es agudo, mientras que dicho ángulo es obtuso en los carcharodontosáuridos, *Sinraptor* (IVPP 10600) y en *Ceratosaurus* (MWC 1), en los cuales el supraoccipital o todo el sector occipital por encima del foramen magno se encuentra posteroventralmente inclinado (Fig. 3.33).

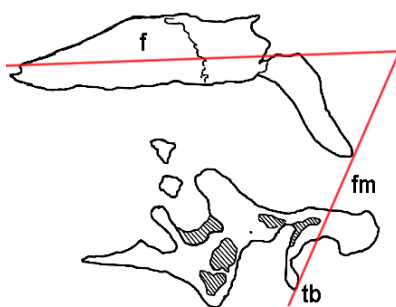


Fig. 3.33. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Contorno en líneas de un corte sagital del neurocráneo. El ángulo occipitofrontal está formado por una línea roja que pasa a lo largo del frontal y otra que pasa por el borde dorsal del foramen magno y el extremo distal del tubérculo basal (Coria y Currie, 2002).

### Supraoccipital

En el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, el supraoccipital se dispone posteroventralmente inclinado por encima del foramen magno. Se trata de un elemento de forma compleja, similar a la que presenta *Piveteausaurus* (Taquet y Welles, 1977). La mayor parte del cuerpo del supraoccipital está conformada por una rama dorsal en forma de abanico, la cual entra en contacto exclusivamente con el parietal, a la altura de la cresta nuczal (Fig. 3.34). La sutura supraoccipital-parietales es nítida y poco sinuosa, mientras que el contacto supraoccipital-exoccipitales es más interdigitado, mostrando más volutas (Fig. 3.34). Un par de constricciones lateromediales -invaginaciones de los márgenes laterales del supraoccipital - separan al supraoccipital en un sector dorsal y otro ventral. Este último, es menos importante en tamaño y está conformado por dos ramas cortas transversales proyectadas lateralmente y una pequeña proyección posteromedial entre ambos exoccipitales, mediante la cual el supraoccipital participa en forma reducida de la formación del margen dorsal del foramen magno (Fig. 3.34).

Como fuera mencionado anteriormente, el supraoccipital no se encuentra sobre el mismo plano vertical que los exoccipitales, sino que se está inclinado hacia delante por encima del foramen magno. De esta manera, el supraoccipital queda en un plano inclinado ubicado entre el plano occipital vertical conformado por el basioccipital y exoccipitales (incluyendo el foramen magno), y el plano horizontal

conformado por el techo craneano. El resultado es que el cuerpo del supraoccipital es visible tanto en vista posterior como dorsal, principalmente en ésta última (Figs. 3.28 y 3.34). La inclinación posteroventral del supraoccipital se observa también en *Sinraptor* (IVPP 10600; Currie y Zhao, 1993b), *Ceratosaurus* (MWC 1) y en *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) y *Carcharodontosaurus* (Coria y Currie, 2002a), si bien en los carcharodontosáuridos todos los elementos por encima del cóndilo, incluyendo la abertura del foramen magno, se encuentran sobre el plano inclinado.

En el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, el supraoccipital se desarrolla dorsalmente 65 mm por encima del foramen magno, sin acompañar a la cresta nuchal en toda su extensión dorsal. La prominencia supraoccipital (*supraoccipital knob*), tiene forma de lágrima y se desarrolla distalmente, ocupando aproximadamente el 60% del largo total del elemento, midiendo 37 mm de largo y 17 mm de ancho máximo (Fig. 3.34). Los bordes de la protuberancia supraoccipital son claros y redondeados en contraste con los bordes rectos y afilados que presentan los tiranosáuridos y los abelisáuridos. Entre la protuberancia supraoccipital y la cresta nuchal, sobre la línea media, hay un pequeño espacio sin osificar que deja una abertura en el techo craneano que comunica con la cavidad endocraneana (ver parietal). Este espacio, probablemente ocupado por cartílago, representa una falta de fusión entre los elementos que está indicando que no se trata de un individuo adulto.

A cada lado del supraoccipital, delimitado entre este y el parietal, abre en el fondo de un receso poco profundo el foramen correspondiente a la vena cerebral *capitis dorsalis*, de unos 4 mm de diámetro (Fig. 3.34). La aparente ausencia de estos forámenes en otros cráneos descritos en esta Tesis (e.g. *Abelisaurus* (MPCA 11098), *Carnotaurus* (MACN-CH 894), *Herrerasaurus* (PVSJ 407)), responde sin duda a cuestiones de preservación. En el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, las tomografías mostraron que las venas cerebrales *capitis dorsalis*, cuyos forámenes externos están superficialmente separados por 40 mm de hueso, penetran el supraoccipital anteroventralmente de manera convergente, atravesando todo su espesor y desembocando en el endocráneo sobre la superficie ventral del supraoccipital, más cerca de la línea media y en el sector más comprimido y dorsal de la cavidad endocraneana, donde se alojaba el seno venoso sagital (Sedlmayr, 2002).

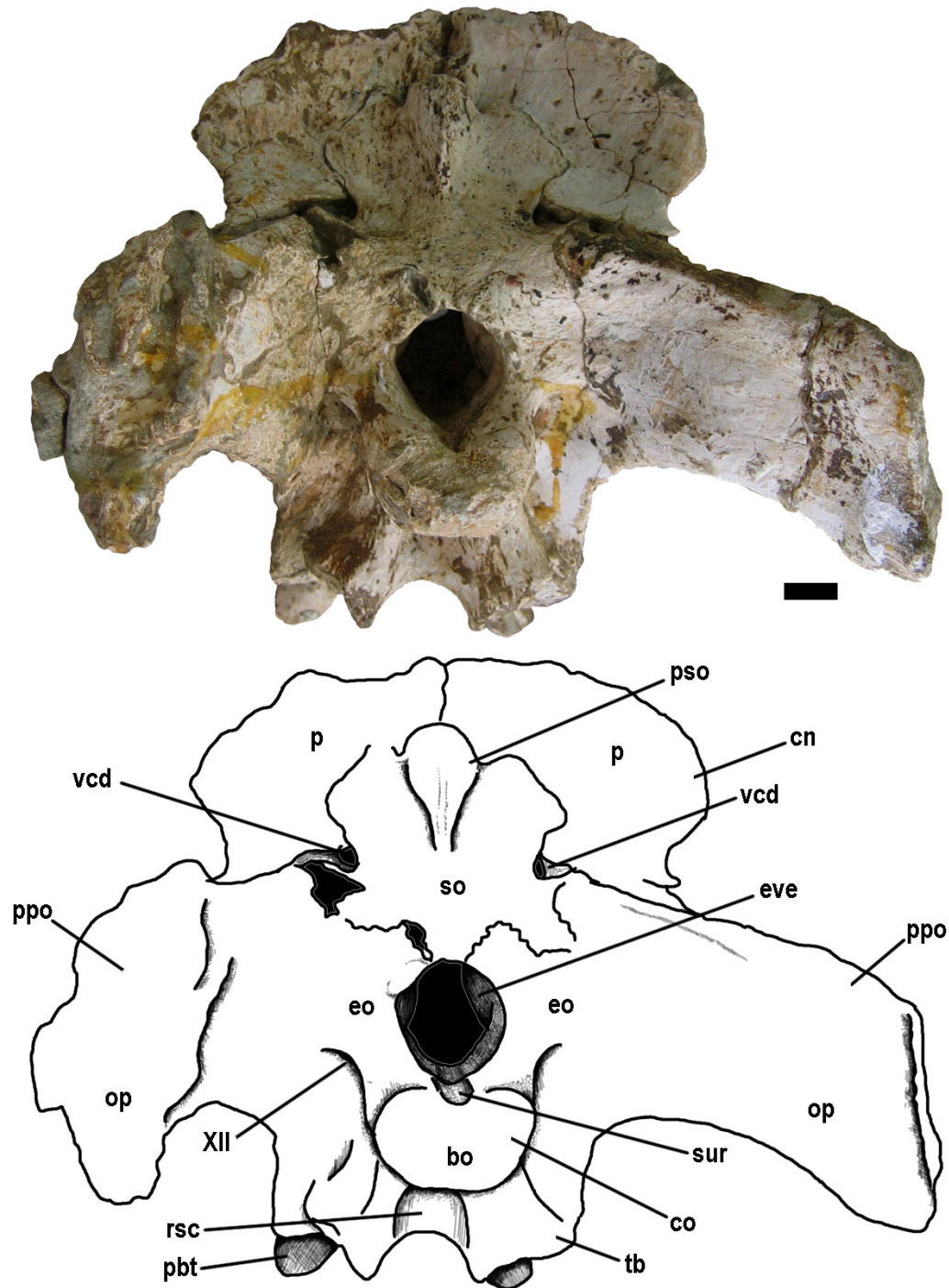


Fig. 3.34. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Neurocráneo en vista posterior. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

Ventrolateralmente, el supraoccipital contacta mediante el par de ramas laterales con la parte posterodorsal de la base de los procesos paraoccipitales (Fig. 3.34). En ese sector, el supraoccipital probablemente contacta solo con el exoccipital y no con el opistótico. Este contacto es más difuso que el resto. Ventromedialmente, el supraoccipital emite una pequeña proyección, comprendida entre ambos exoccipitales, mediante la cual cierra el margen dorsal del foramen magno. La participación del supraoccipital en el margen del foramen magno es reducida, de solo 8 mm de ancho (Fig. 3.34). A diferencia del contacto supraoccipital-parietal, la sutura supraoccipital-exoccipitales es más sinuosa, sobre todo en cercanías del foramen magno. Del lado izquierdo, afectado por la mencionada patología, se observa adyacente al foramen magno un par de espacios sin osificar.

### **Complejo Exoccipital-opistótico**

Exoccipital y opistótico están fusionados y, como en el resto de los terópodos estudiados, no se observan suturas entre estos elementos. Este complejo forma un sector importante de la pared occipital del neurocráneo. Cada exoccipital participa en la formación del cóndilo occipital y los márgenes laterodorsales del foramen magno, mientras que el opistótico conforma el cuerpo del proceso paraoccipital y la *crista tuberalis*. Cada exoccipital contacta ventralmente con el basioccipital y dorsalmente con el supraoccipital, mientras que el opistótico contacta posteroventralmente con el basioccipital, dorsalmente con el parietal, anteriormente con el proótico y anteroventralmente con el basiesfenoides, mediante suturas visibles en el ejemplar.

**Exoccipital.** El exoccipital forma los márgenes laterales y laterodorsales del foramen magno. El foramen magno es de forma subromboidal y se ubica en un plano vertical (Fig. 3.34). La sutura entre el exoccipital y supraoccipital es nítida y bien sinuosa, y se observa claramente sobre el margen dorsal del foramen magno. Dorsolateralmente, a ambos lados del foramen magno, los exoccipitales forman un par de pequeñas protuberancias que quedan separadas entre sí por la proyección ventromedial del supraoccipital. Esas estructuras se observan también en *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), donde participan en la articulación con las primeras vértebras del cuello (Rauhut, 2004).



Los exoccipitales contactan ventralmente con el basioccipital mediante una sutura difusa, que se evidencia por un leve cambio de relieve y textura del hueso, sobre todo en la superficie del cóndilo occipital. La participación de los exoccipitales en la formación del cuerpo del cóndilo es solo laterodorsal.

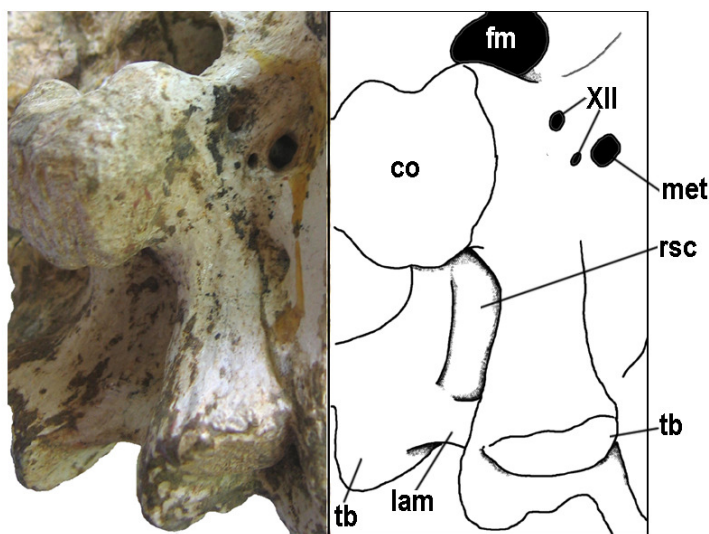


Fig. 3.35. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Exoccipital derecho, detalle de los forámenes craneanos XII. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

Lateralmente al cóndilo occipital, entre el cuello del cóndilo y la rama ventral del opistótico, se observan tres forámenes de distinto tamaño los cuales abren sobre la superficie del hueso y no en el interior de un receso. Los dos forámenes de menor diámetro corresponden a ramas del nervio craneano XII, mientras que el foramen restante, de mayor diámetro, corresponde al foramen metótico (Fig. 3.35). El par de forámenes del nervio craneano XII abre en el exoccipital, más cerca del cuello del cóndilo. El foramen de mayor diámetro (4 mm) se ubica dorsalmente, más cerca del foramen magno, mientras que el foramen de menor diámetro (2 mm) se ubica anteroventralmente al anterior. El foramen metótico es de forma oval (6 mm x 3 mm), y se ubica cerca de la base de la *crista tuberalis*, estando sus márgenes delimitados entre el opistótico y el exoccipital. Este foramen es la abertura externa de un canal de 12 mm de longitud, que corre anteromedialmente en forma oblicua hacia el interior de la cavidad endocraneana. Sobre la pared anterior de este conducto, más

o menos a la misma distancia entre las aberturas externa e interna, abre un pequeño foramen circular que comunica anteriormente con la pared posterior del receso columelar (*stapedial recess*), y que probablemente corresponde a la fenestra pseudorotunda, la cual puede desembocar en la fenestra metótica en su labor de válvula de escape de las vibraciones y la presión que se producen dentro del oído interno (Gower y Weber, 1998). Por delante de dicho foramen, también sobre la pared anterior del canal del foramen metótico, hay otro pequeño foramen cuyo canal desemboca en la cara lateral del neurocráneo, justo por detrás del receso columelar. Este pequeño foramen corresponde probablemente al nervio craneano IX, que si bien abandona la cavidad endocraneana junto con los nervios X y XI a través del mismo foramen, se separa de estos a mitad de camino y en vez de salir al exterior a través del foramen metótico en la cara occipital del neurocráneo, lo hace a través de un foramen en el área del oído medio, como se observa en cocodrilos actuales (Iordansky, 1973; obs. pers. en *Caiman yacare*) y en aves (Baumel y Witmer, 1993).

Endocranealmente, sobre la cara medial del exoccipital, se observan por delante del umbral del foramen magno los forámenes craneanos internos XII y el foramen metótico (*fovea ganglii vagoglossopharyngealis*) (Fig. 3.36). Los dos forámenes internos del nervio craneano XII se ubican uno delante del otro, justo por encima del contacto basioccipital-exoccipital. El foramen más cercano al umbral del foramen magno se corresponde externamente en el exoccipital con el foramen de posición dorsal, mientras que el foramen más anterior se corresponde externamente con el foramen de posición ventral (Fig. 3.35). Dorsalmente a los forámenes internos del nervio XII, se observa un foramen de pequeño diámetro, que corresponde probablemente a un conducto endolinfático (Fig. 3.36). Por delante de los forámenes internos del nervio XII, se desarrolla una cavidad o receso profundo y vertical, la *fovea ganglii vagoglossopharyngealis*, a través de la cual los nervios craneanos IX-XI abandonan la cavidad endocraneana para salir al exterior a través del mencionado foramen metótico (con la excepción del nervio IX, que tiene una abertura externa separada del resto). Por delante de la *fovea ganglii vagoglossopharyngealis*, se observa una bien desarrollada eminencia vestibular, proyectada hacia la cavidad endocraneana (Fig. 3.36).

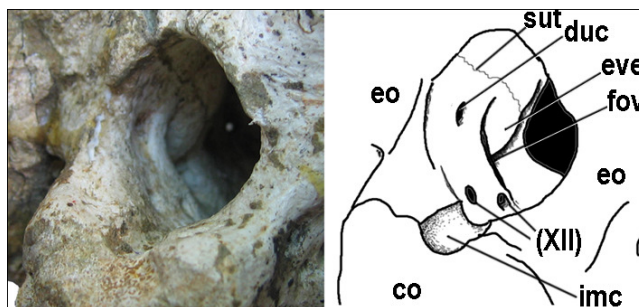


Fig. 3.36. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Vista de la pared lateral izquierda de la cavidad endocraneana a través del foramen magno. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

**Opistótico.** En el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, los procesos paraoccipitales se preservaron de forma completa, si bien el del lado izquierdo está deformado por la patología mencionada anteriormente (Figs. 3.28, 3.34 y 3.48). Se trata de proyecciones largas y delgadas, proyectadas posterolateralmente y algo ventralmente desde la pared posterior del neurocráneo. Son procesos poco profundos que apenas superan en dos veces la altura del foramen magno, a diferencia de los profundos procesos paraoccipitales presentes en los tiranosáuridos (Fig. 2.8). En el ejemplar MCF-PVPH 411, la profundidad del proceso paraoccipital se mantiene constante a lo largo de casi toda su extensión, ya que tanto el borde dorsal como el ventral del mismo son paralelos, y solo presenta un leve ensanchamiento distal que no supera los 45 mm de altura. El proceso paraoccipital se dispone sobre un plano vertical a lo largo de toda su extensión, por lo que el borde dorsal se orienta dorsalmente, a diferencia de los procesos posteroventralmente inclinados distalmente presentes en algunos terópodos (e.g. *Carnotaurus* (MACN-CH 894) y *Abelisaurus* (MPCA 11.098)). Sobre la superficie posteromedial de cada proceso paraoccipital, se insertaban los músculos cervicales que permitían movimientos laterales de la cabeza (Snively, 2006). El borde dorsal del proceso paraoccipital entra en contacto con el ala posterolateral del parietal, que se apoya sobre el sector proximal del mismo sin estar fusionados, por lo que el contacto opistótico-parietal es sumamente claro (Figs. 3.34 y 3.48). En el ejemplar MCF-PVPH 411, las tomografías mostraron que los procesos paraoccipitales son macizos y no presentan cavidades neumáticas internas. El borde ventral del proceso paraoccipital, en vista posterior, se encuentra levemente por debajo del nivel del borde dorsal del cóndilo occipital (Fig. 3.34), como en la mayoría de los terópodos tetanuros (Rauhut, 2004).

La superficie de la cara anterior de los procesos paraoccipitales es lisa pero no plana como lo es la cara posterior. Anteriormente la base del proceso paraoccipital es convexa, allí donde el opistótico participa junto con el proótico en la formación de la cápsula ótica (Fig. 3.34). Este ensanchamiento termina abruptamente por detrás del contacto opistótico-proótico donde se produce una brusca depresión en el hueso que vuelve delgado al proceso hasta el extremo distal. Esta depresión podría responder a la existencia de partes blandas no preservadas de algún tipo, como podría ser un seno neumático localizado ventromedialmente al escamoso en algunos terópodos americanos (Currie, com. pers.), pero no se desarrolla un receso timpánico caudal como en otros terópodos (e.g. *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01), *Gorgosaurus* (MUR 557) y *Sinraptor* (IVPP 10600)). Como la mayoría de los estudios realizados en ese aspecto determinan que las áreas de inserción muscular en el proceso paraoccipital se encuentran en la cara posterior del mismo (Snively, 2006), no se descarta por el momento la posibilidad de que la depresión anterior del proceso paraoccipital alojara un seno neumático externo al neurocráneo.

En vista lateral del neurocráneo, el contacto opistótico- proótico es una sutura nítida. Ambos elementos delimitan los márgenes el receso columelar, formando el opistótico la pared posteromedial del mismo. En el ejemplar MCF-PVPH 411 no se observa sobre el opistótico un surco columelar nítido. Posteroventralmente al receso columelar, abre sobre el opistótico un pequeño foramen oval, que corresponde a la abertura externa de un pequeño canal que se separa del canal metótico (Fig. 3.48). Si bien los nervios IX-XI abandonan la cavidad endocraneana a través del mismo foramen (*fovea ganlii vagoglossofaringealis*), uno de los mismos (probablemente el nervio IX) se separa del resto (que abandonan el neurocráneo a través del foramen metótico), y sale al exterior a través del foramen mencionado en la cara lateral del neurocráneo. Esta disposición, de un foramen separado para el nervio craneano IX en la cara lateral del neurocráneo, no se observa en ninguno de los otros terópodos estudiados, excepto tal vez por *Abelisaurus* (MPCA 11.098), si bien ha sido mencionada para *Troodon* (Currie y Zhao, 1993a) y con dudas para *Dromaeosaurus* (Currie, 1995).

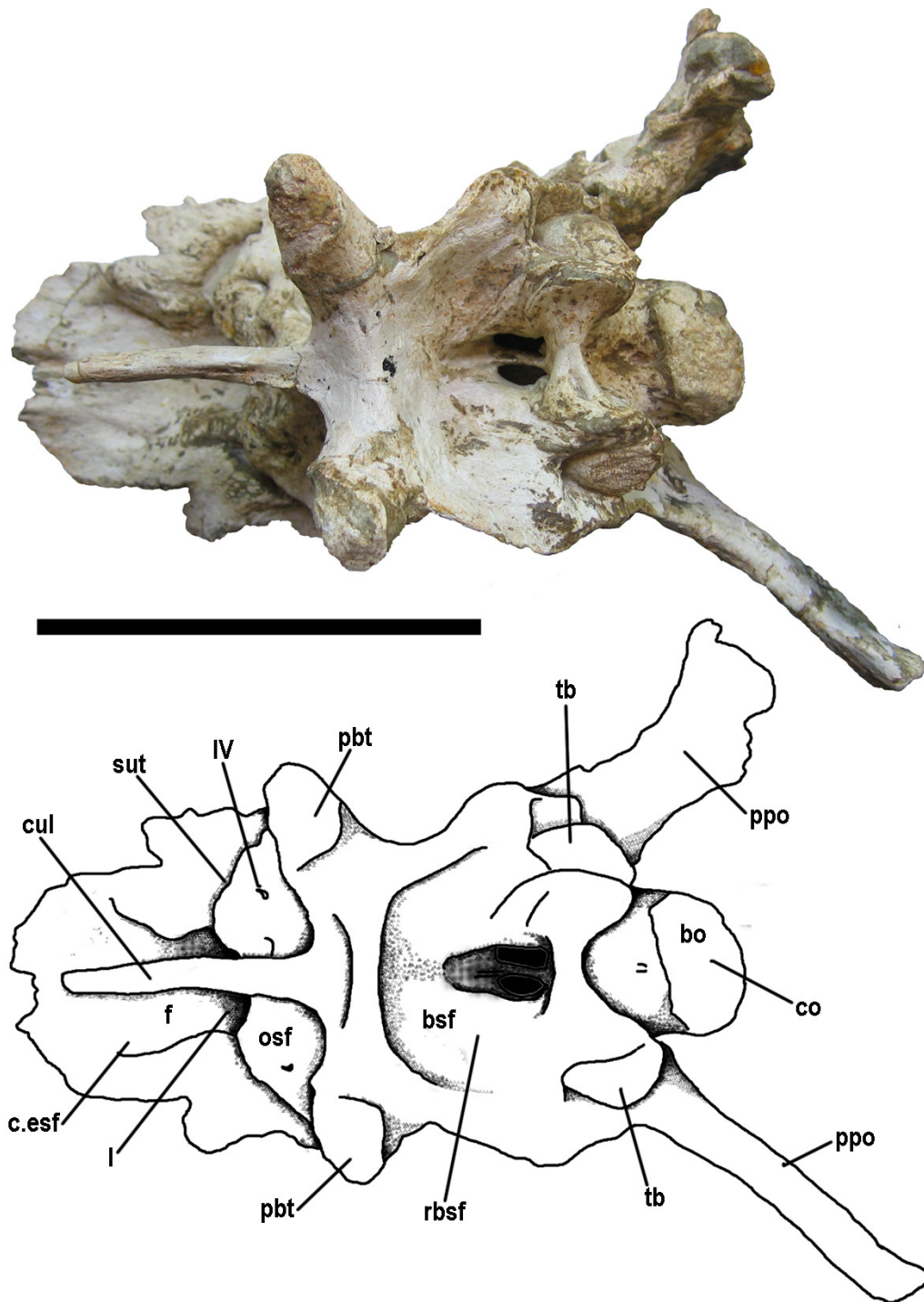


Fig. 3.37. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Neurocráneo en vista ventral. Escala: 10 cm. Abreviaturas en pág. 19.

La *crista tuberalis* es laminar y se proyecta ventralmente desde la base del proceso paraoccipital hasta alcanzar distalmente el tubérculo basal, al cual contacta lateralmente pero sin sobrepasarlo, contrariamente a lo que ocurre en *Sinraptor dongi* (Currie y Zhao 1993b). Si bien no hay una sutura visible entre el opistótico y el basioccipital, el contacto entre ambos se reconoce a partir de una depresión longitudinal lateral al tubérculo basal. En la cara lateral del neurocráneo la *crista tuberalis* se desarrolla posteroventralmente al proótico y posterior al basiesfenoides, elementos con los que el opistótico contacta anteriormente a lo largo de una sutura poco sinuosa y vertical (Fig. 3.48). La profundidad de la *crista tuberalis* (desarrollo anteroposterior) es de unos 18 mm. Entre el proceso paraoccipital, la *crista tuberalis*, el cuello del cóndilo occipital y el tubérculo basal de cada lado, queda delimitada una suave depresión o superficie cóncava de desarrollo dorsoventral que no está excavada en el hueso, por lo que no correspondería a un verdadero receso paracondilar, como el que está presente en *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073).

### **Basioccipital.**

Dorsolateralmente, el basioccipital contacta con los exoccipitales a ambos lados del cóndilo occipital y anteriormente con el basiesfenoides. Estos contactos no son suturas claras, pero pueden reconocerse por irregularidades en la superficie del hueso. El basioccipital participa en la formación del cóndilo occipital, el cuello del cóndilo y el sector posterior de los tubérculos basales, como también el sector más posterior del piso de la fosa medular.

El cuerpo del cóndilo occipital del celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 está formado principalmente por el basioccipital y solo laterodorsalmente por los exoccipitales. Si bien las suturas no son claras entre estos elementos, el contacto se reconoce claramente sobre la superficie del cóndilo occipital. El cóndilo es una estructura esférica, en forma de perilla, que en vista posterior presenta una forma arriñonada (Fig. 3.34). El borde ventral del cóndilo es afilado, producto de una constricción transversal que marca el comienzo del cuello del cóndilo. El ancho del cóndilo occipital es mayor que el ancho del foramen magno, pero no es particularmente más alto que este último (ver Tabla 2.3). El cuello del cóndilo es más

bien corto y se proyecta levemente posteroventralmente. Ventralmente el cuello del cóndilo presenta una suave concavidad medial longitudinal que lo divide sagitalmente en dos sectores. En el medio de esa concavidad ventral se observa una pequeña depresión circular, poco profunda, que no comunica con ninguna cavidad interna (Fig. 3.37). Dorsalmente, la superficie del cuello del cóndilo es plana y porta sobre la línea media un surco o canal longitudinal de 5,5 mm de diámetro excavado profundamente en el basioccipital (Fig. 3.36), similar al que se observa en *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073) y algo menos marcado en *Sinraptor* (IVPP 10600). Este surco se inicia prácticamente desde el borde dorsal del cóndilo occipital y recorre toda la longitud del cuello del cóndilo, volviéndose más suave al pasar por el umbral del foramen magno, hasta perderse por completo en la cavidad endocraneana al nivel de salida de la rama dorsal del nervio craneano XII. El surco presente en el cuello del cóndilo occipital en aves actuales se denomina *incisura mediana condili*, y representa una marca dejada por el proceso odontoides del axis (Baumel y Witmer, 1993), si bien para *Piatnitzkysaurus* también ha sido interpretado como la impresión dejada por la arteria basilar (Rauhut, 2004).

Las tomografías realizadas al celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 revelaron que internamente el cuello del cóndilo está invadido por un par de cavidades neumáticas longitudinales que no están comunicadas entre sí. Consisten en dos canales neumáticos parasagitales, de unos 4,2 mm de diámetro en corte transversal, que recorren el cuello del cóndilo alcanzando el nivel del cóndilo occipital pero sin penetrar en él (Figs. 3.40I,J y 3.41A). El canal neumático del lado derecho se encuentra más desarrollado que el izquierdo, mientras que la cavidad del lado izquierdo parece obliterarse a medida que se acerca al cóndilo occipital, diferencia que puede adjudicarse a la deformación del lado izquierdo por una patología. Estos canales neumáticos no penetran el cuerpo del cóndilo, que es macizo y de hueso compacto aunque menos denso que en el cuello. Anteriormente, estos canales se ensanchan paulatinamente y se proyectan ventralmente para desembocar en el par de aberturas neumáticas en el interior del receso basiesfenoidal (ver basiesfenoides) (Fig. 3.40). Cavidades neumáticas pares estrechamente relacionadas con el receso basiesfenoidal que afecten, en mayor o menor grado, el cuello del cóndilo occipital, se conocen en los abelisauroides *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236), *Ilokelesia* (MCF-

PVPH 35) y *Ekrixinatosaurus* (MUCPV 294) y en los carcharodontosáuridos *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) y *Carcharodontosaurus*, (Coria y Currie, 2002). Posiblemente, la unión o fusión entre las cavidades parasagitales en estos grandes terópodos se deba al estado de madurez de los individuos, ya que en ambos casos se trata de adultos.

Los exoccipitales se acercan a la línea media en el borde dorsal del cóndilo occipital y el cuello del cóndilo, restringiendo la participación del basioccipital en el piso del basicráneo, que de esta manera hace una muy pequeña contribución en el margen inferior del foramen magno (Fig. 3.34). En el cuello del cóndilo occipital, y hacia el interior de la cavidad endocraneana, la fusión del basioccipital con los exoccipitales no es total y se distingue un difuso contacto sutural entre los mismos, el cual se corresponde con los bordes laterales del surco excavado en el basioccipital., Sobre la cara lateral del cuello del cóndilo, en cambio, el contacto basioccipital-exoccipital es evidente solo mediante un suave reborde en el hueso.

Los tubérculos basales en el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, son proyecciones columnares y verticales que divergen ventralmente desde el cóndilo (Figs. 3.34 y 3.35). La distancia entre los extremos distales de los tubérculos es mayor que el ancho del cóndilo occipital, como en dromeosáuridos, troodontidos y tiranosáuridos, a diferencia de lo que ocurre en *Sinraptor* (IVPP 10600), *Allosaurus* (Currie y Zhao, 1993b) y *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), donde los tubérculos basales son paralelos o subparalelos y la distancia entre ambos no supera el ancho del cóndilo occipital (ver Tabla 2.3). En el ejemplar MCF-PVPH 411, el basioccipital es uno de los componentes principales en la formación de los tubérculos basales, conformando el sector posterior de los mismos. El basioccipital contacta anteriormente con el basiesfenoides, el cual literalmente “envuelve” anterior y medialmente al basioccipital en cada tubérculo (Figs. 3.35 y 3.37). La sutura basioccipital-basiesfenoides se perdió por fusión, pero el contacto es evidente principalmente en el extremo distal de los tubérculos, si bien se vuelve difuso a cerca del cóndilo, donde la fusión alcanzada entre los elementos es prácticamente total. Ambos tubérculos basales están unidos entre sí por la lámina basituberal, excepto en el extremo distal (Figs. 3.35 y 3.37). Distalmente los extremos libres de los



tubérculos basales se curvan levemente hacia atrás. La lamina basituberal, formada por el basiesfenoides, es de forma subtriangular y posteriormente cóncava formando un receso o bolsillo subcondilar, depresión poco profunda localizada ventralmente al cóndilo occipital (Fig. 3.35). El borde ventral de la lámina basituberal es marcadamente cóncavo hacia abajo, mientras que tiende a ser más recto en otros terópodos (e.g. *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), *Sinraptor* (IVPP 10600)) (Fig. 3.34). Lateralmente cada tubérculo basal contacta brevemente con el opistótico en la *crista tuberalis*, la cual si bien esta fuertemente fusionada a la estructura, no forma parte del tubérculo propiamente dicho. Los tubérculos basales ofrecen posteriormente una superficie de inserción para algunos de los músculos implicados en los movimientos de dorsiflexión de la cabeza (Snively, 2006). Las marcas de inserción de estos músculos en el ejemplar MCF-PVPH-411 aparentemente se encuentran en el área distal de cada tubérculo basal y no son muy extensas.

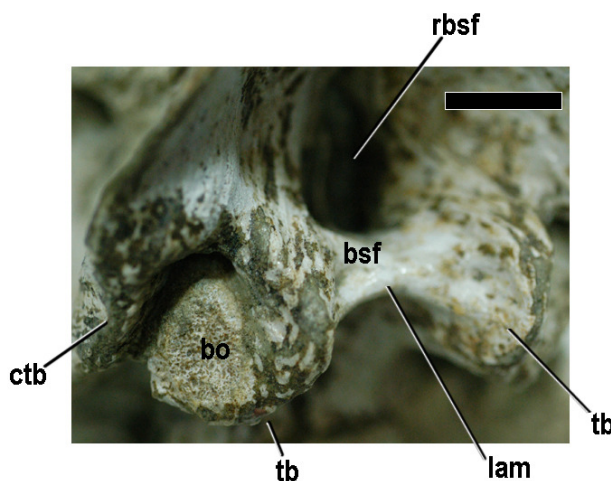


Fig. 3.38. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Basicráneo en vista ventrolateral izquierda, detalle del tubérculo basal. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

### Basiesfenoides.

El basiesfenoides es el elemento principal en la formación del basicráneo. Contacta posteriormente con el basioccipital, postero-dorsalmente con el complejo exoccipital-opistótico, dorsalmente con el proótico y el lateroesfenoides, y anteriormente con el paraesfenoides, al que está firmemente fusionado. En el

celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 las suturas entre estos elementos son visibles en mayor o menor grado. El basiesfenoides conforma una parte importante del piso de la fosa medular en la cavidad endocraneana, participando además en la formación de diversas estructuras tales como los tubérculos basales, los procesos basipterigoideos y la base del proceso cultriforme, por lo que descriptivamente, es uno de los elementos óseos más complejo del neurocráneo. Externamente, se observa completo en vistas lateral y ventral, mientras que internamente se observa solo en el piso de la cavidad endocraneana (Figs. 3.37 y 3.48).

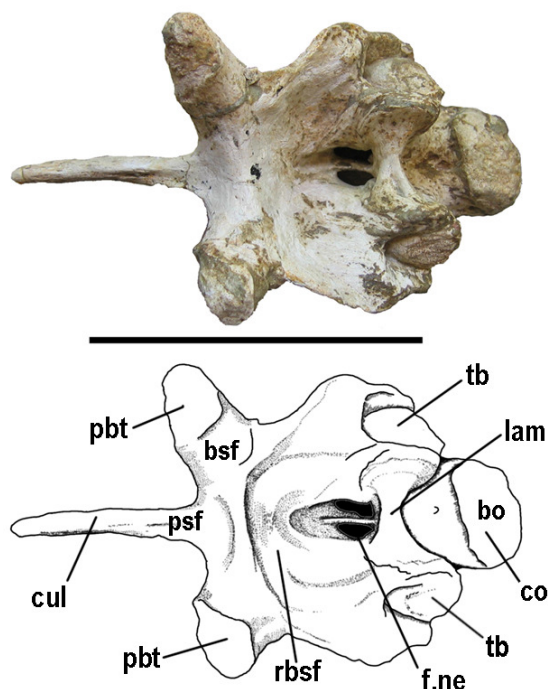


Fig. 3.39. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Basicráneo en vista ventral. Escala: 10 cm. Abreviaturas en pág. 19.

Sobre la cara lateral del neurocráneo, el basiesfenoides contacta dorsalmente con el proótico a lo largo de una sutura horizontal clara, sinuosa y delgada de unos 24,5 mm de longitud, que corre anteroposteriormente desde la *crista tuberalis* hasta la cresta preótica (*preotic pendant*), donde la sutura se vuelve difusa (Fig. 3.48 y 3.48). La cresta preótica marca el límite entre los dos elementos óseos en la mayoría de los terópodos estudiados, estando generalmente conformada por ambos. La sutura

basiesfenoides-lateroesfenoides es difusa y el contacto se encuentra probablemente anterodorsalmente a la cresta preótica. Posterolateralmente el basiesfenoides contacta con la rama ventral del opistótico en el extremo distal de la *crista tuberalis* a lo largo de una sutura recta y vertical 29 mm de longitud (Fig. 3.48). Posteriormente, el basiesfenoides contacta con el basioccipital, conformando el sector anterior y medial de los tubérculos basales. Este contacto es claro en el extremo distal de los tubérculos, pero no así proximalmente, cerca del cóndilo occipital, donde el grado de fusión entre los elementos es alto (Figs. 3.37 y 3.39).

En el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 la lámina basituberal está formada íntegramente por el basiesfenoides. Esta lámina transversal de hueso, conforma a su vez la pared posterior del receso basiesfenoidal, que en el ejemplar es una cavidad neumática amplia y subcónica, excavada profundamente en la cara ventral del basiesfenoides y delimitada entre los tubérculos basales y los procesos basipterigoideos (Figs. 3.39 y 3.43). Las paredes laterales del receso basiesfenoidal están formadas por delgadas láminas óseas, proyecciones ventrales del basiesfenoides (*crista ventrolateralis*), que unen al tubérculo basal con el proceso basipterigoideo de su mismo lado. No se trata de láminas rectas, sino que los márgenes ventrales se expanden posterolateralmente ampliando el área ocupada por el receso, haciendo virtualmente la abertura del receso más ancha que larga, como en *Allosaurus* (UUVP 5961, Fig. 2.10C), cuando en realidad se trata de un receso de lados aproximadamente iguales. En el ejemplar MCF-PVPH 411, el receso basiesfenoidal se orienta principalmente ventralmente con respecto al techo del cráneo, a diferencia de lo que ocurre en *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) o *Sinraptor* (IVPP 10699), en los cuales la abertura del receso basiesfenoidal está posteroventralmente orientada. La cavidad del receso basiesfenoidal se hace mas estrecha dorsalmente a medida que se hace más profunda (Fig. 3.40). Posterodorsalmente, en el techo del receso, hay dos aberturas neumáticas axialmente alongadas, separadas por un delgado tabique medial de hueso (Fig. 3.39). Como fuera mencionado anteriormente, las tomografías revelaron que estas aberturas del receso basiesfenoidal comunican con sendas cavidades neumáticas internas, que se desarrollan en el basiesfenoides ensanchándose particularmente en el interior de la base de los tubérculos basales (Fig. 3.40H).

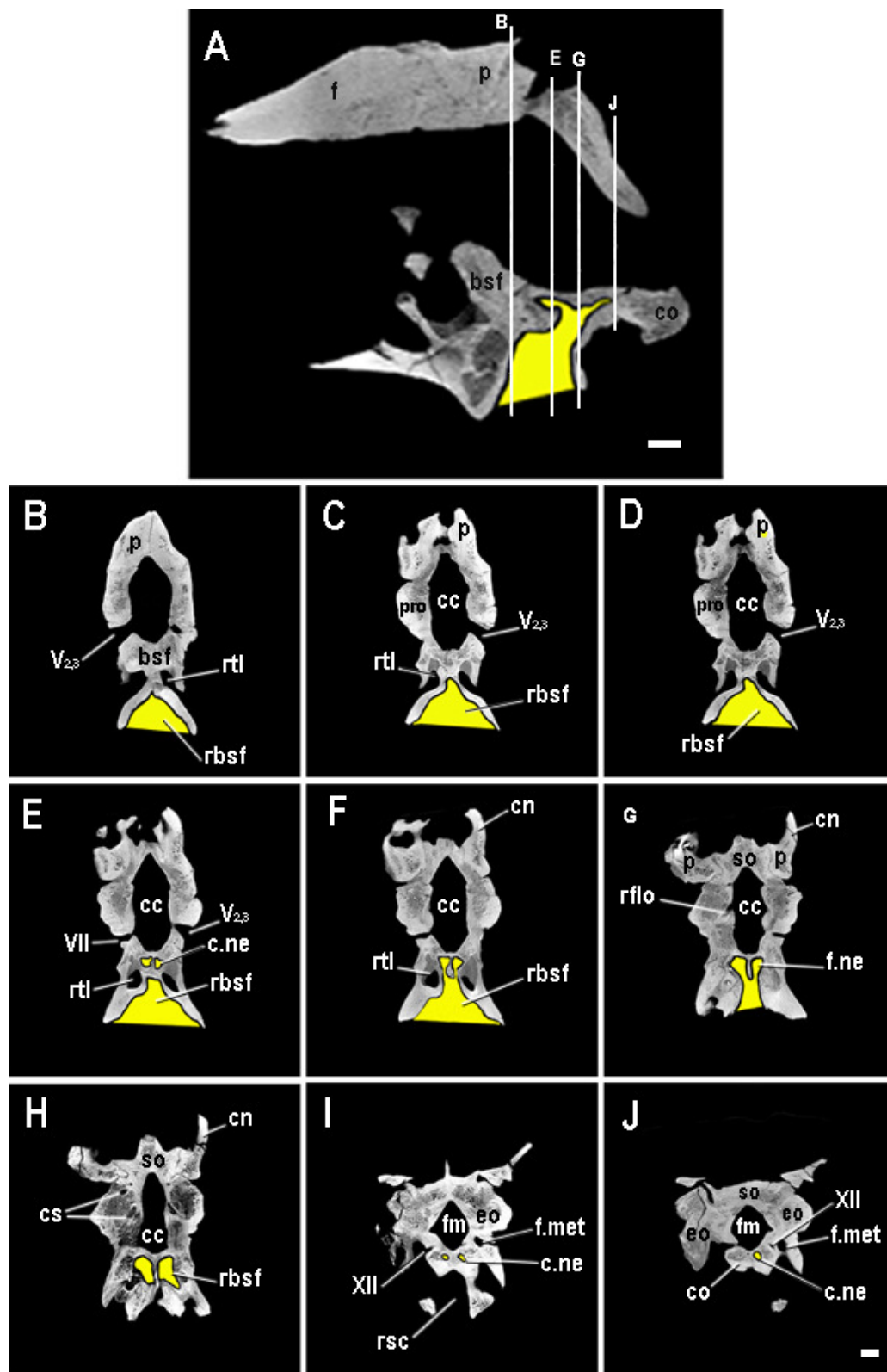


Fig. 3.40. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Tomografías del neurocráneo, corte sagital (A) y coronales (B-J) mostrando el receso basiesfenoidal y cavidades asociadas en amarillo. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

Anteriormente, ambas cavidades se proyectan muy poco y se reducen rápidamente hasta desaparecer (Fig. 3.40E), mientras que posteriormente reducen su diámetro hasta convertirse gradualmente en dos canales parasagitales que neumatizan el cuello del cóndilo occipital y desaparecen al llegar al cóndilo occipital (Fig. 3.40I-J). Esto significa que las cavidades neumáticas del cuello del cóndilo tienen comunicación con el exterior del basicráneo a través de los forámenes del receso basiesfenoidal. En *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073) las aberturas del receso basiesfenoidal son similares, con la diferencia de que se ubican “semi verticales” principalmente en la pared posterior del receso, y probablemente comuniquen con cavidades neumáticas similares. Las aberturas del receso basiesfenoidal están probablemente en relación con el sistema de Eustaquio medio (Witmer, 1997), sistema poco comprendido aun en los terópodos no avianos.

Por delante del receso basiesfenoidal, se desarrollan los procesos basipterigoideos, que están formados íntegramente por el basiesfenoides. En el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 los procesos basipterigoideos son proyecciones ventrolaterales en forma de dedo, subcilíndricas (Figs. 3.39 y 3.48). Divergen ventrolateralmente desde la base del proceso cultriforme, a la vez que se proyectan levemente anterolateralmente (Fig. 3.39 y 3.43). La distancia transversal entre ambos procesos basipterigoideos es mayor que la distancia entre los tubérculos basales (ver Tabla 2.3). Ambos procesos basipterigoideos están unidos entre si, en la base, por medio de un puente óseo de importante espesor, levemente cóncavo hacia abajo. Las láminas que unen cada proceso basipterigoideo con el tubérculo basal del mismo lado (*crista ventrolateralis*), no tocan el largo total de cada proceso, por lo que el extremo distal de los mismos permanece libre. En el extremo distal del proceso basipterigoideo, sobre la cara anterior del mismo, se observa una superficie de articulación de forma ovalada con el hueso pterigoides (Figs. 3.39).

Sobre la cara lateral de cada proceso basipterigoideo, se desarrollan sendos recesos basipterigoideos. Se trata de aberturas neumáticas de bordes netos y de forma oval (Fig. 3.48). Las tomografías mostraron que el receso basipterigoideo comunica internamente con una cavidad neumática mayor que atraviesa el basiesfenoides transversalmente por encima del nivel de los procesos basipterigoideos (Fig. 3.41).

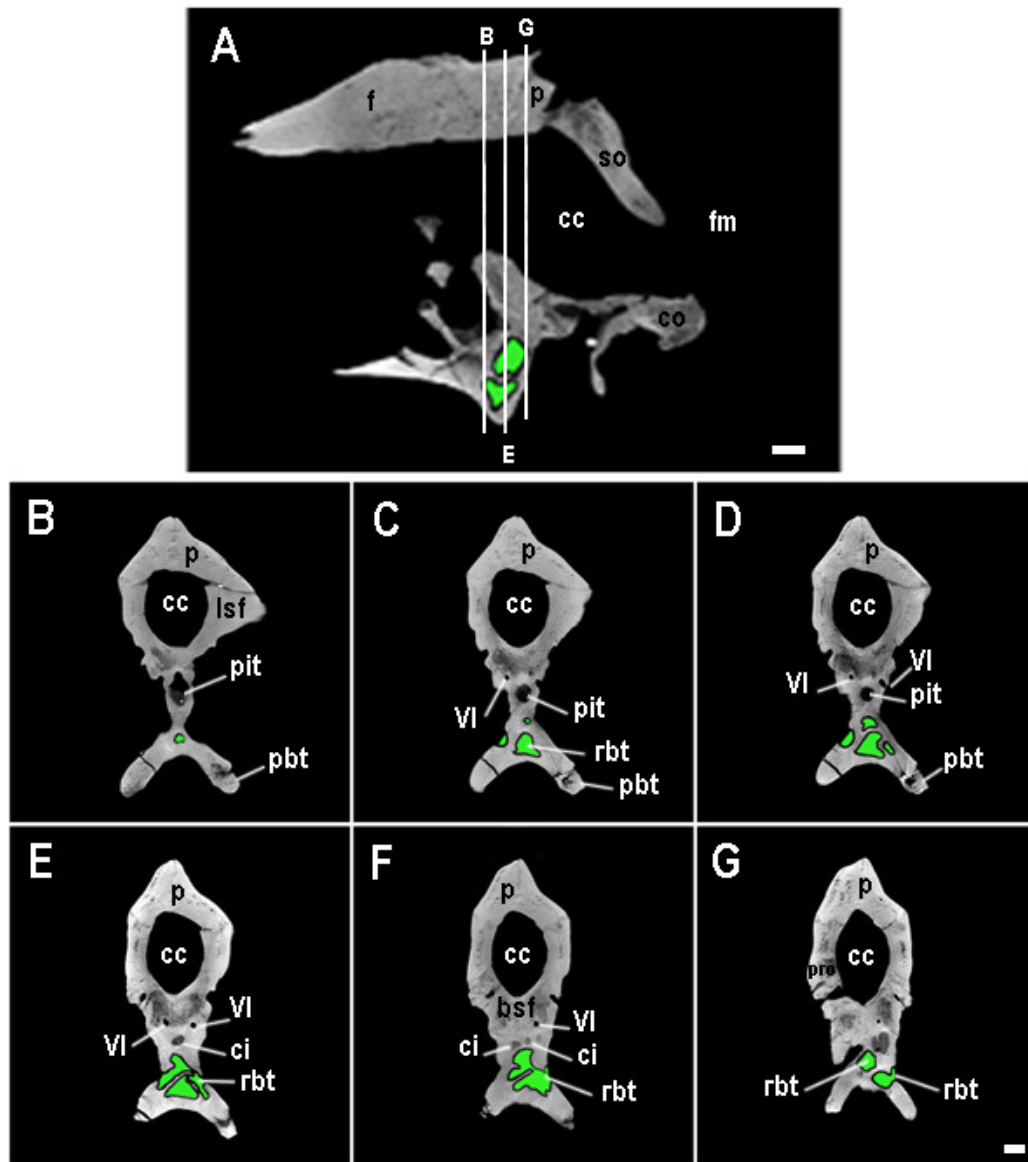


Fig. 3.41. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Tomografías del neurocráneo, corte sagital (A) y cortes coronales (B-G) mostrando el receso basipterigoideo en verde. Escala: 1 cm. Abrev. en pág. 19.

Esta cavidad interna es de forma irregular, y queda separada de su contraparte por una delgada lámina medial longitudinal (que en el corte coronal se ve como un tabique) (Fig. 3.41E-F). Este tabique inclinado, está incompleto dorsalmente permitiendo una breve conexión entre ambas cavidades neumáticas (Fig. 3.41F). De ser una ruptura, la cavidad del lado izquierdo permanecería separada de la del lado derecho. El receso basipterigoideo no comunica con el receso basiesfenoidal y solo neumatiza el sector transversal del basiesfenoides comprendido entre ambos procesos basipterigoideos. El receso basipterigoideo también está presente en algunos

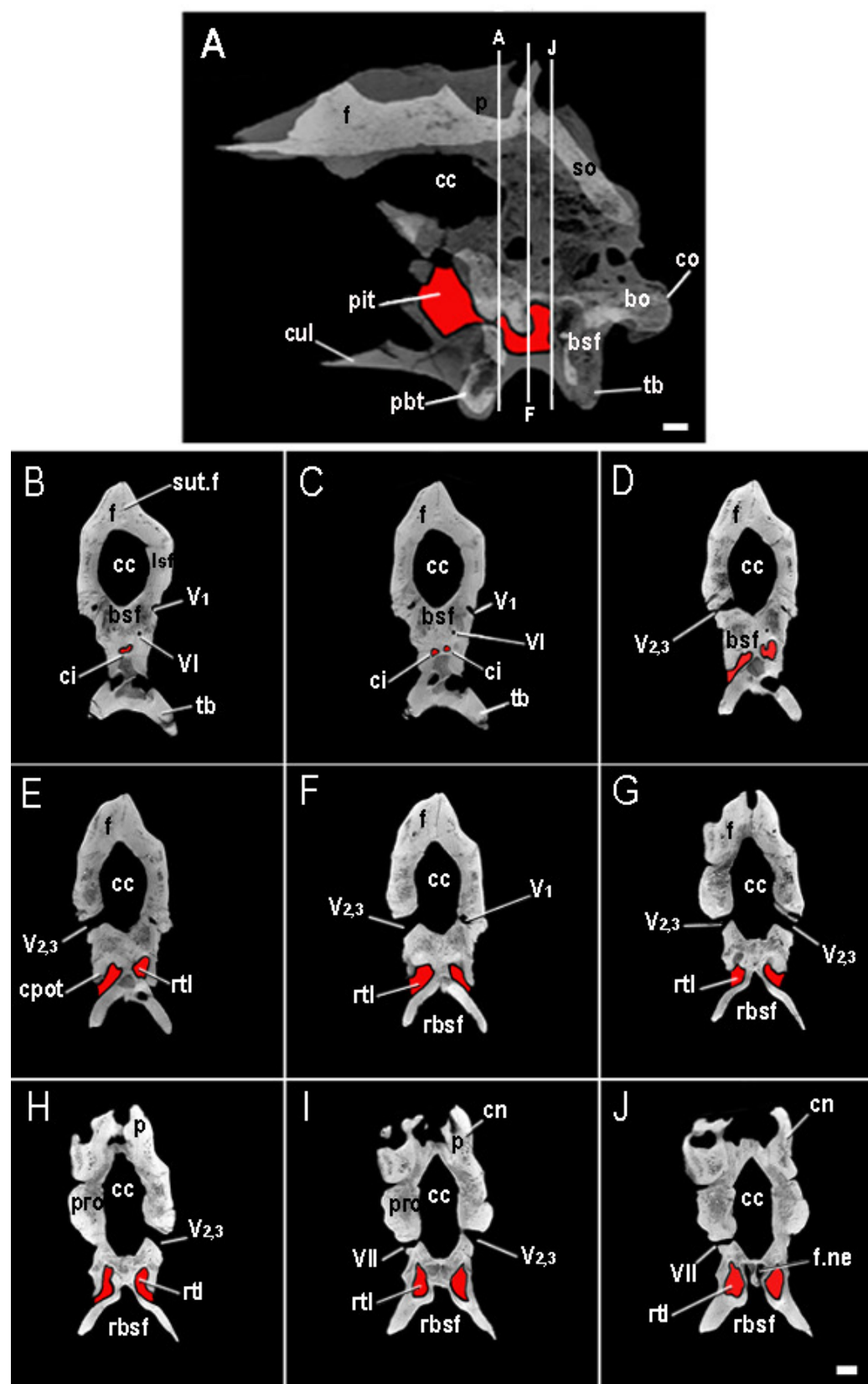
tiranosáuridos (e.g. *Daspletosaurus* TMP 2001.36.01). La presencia del receso basipterigoideo no es un indicador de neumaticidad de los procesos basipterigoideos. En el ejemplar MCF-VPH-411 los procesos basipterigoideos son macizos (Fig. 3.41B-E), mientras que son totalmente huecos en *Troodon* (Currie y Zhao, 1993a), donde el receso está ausente.

El basiesfenoides forma el sector ventral de, que en el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 es una sumamente reducida y delgada proyección de hueso subtriangular, proyectada posterolateralmente y levemente separada de la pared lateral del basicráneo (Fig. 3.47). La cresta preótica cubre parcialmente, pero sin impedir su observación en vista lateral, una abertura de forma triangular en la pared del basiesfenoides, que corresponde a un receso timpánico lateral muy reducido a través del cual pasa la arteria carótida interna (Figs. 3.43 y 3.48).

Si bien el receso timpánico lateral del ejemplar MCF-PVPH 411 es sumamente reducido, las tomografías mostraron que internamente esta cavidad se desarrolla profundamente en el basiesfenoides proyectándose tanto anteriormente como posteriormente (Fig. 3.42). Posteriormente, el receso neumatiza el interior de las paredes laterales del receso basiesfenoidal, alcanzando el nivel de los tubérculos basales, donde la cavidad se reduce a un canal de forma irregular (Figs. 3.42H-J). Anteriormente, la cavidad neumática se reduce gradualmente hasta transformarse en un canal circular de unos 2,7 mm de diámetro que confluye hacia la línea media y se fusiona con su contraparte en un único canal subcircular que penetra posteroventralmente en la cavidad pituitaria (Fig. 3.42E-F). Este par de canales, corresponde a las arterias carótidas internas, que penetran la pared lateral del basiesfenoides a través del reducido receso timpánico lateral y desembocan en la fosa pituitaria a través de un único foramen, como en *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), algunos tiranosáuridos (e.g. *Daspletosaurus*, TMP 2001.36.01) y en *Troodon* (Currie y Zhao, 1993a).

Fig. 3.42. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Tomografías del neurocráneo, corte sagital (A) y coronales (B-J) mostrando el receso timpánico lateral en rojo. Nótese su continuidad con las carótidas internas las cuales desembocan en la fosa pituitaria. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19. sig. pág.







**Basiesfenoides-paraesfenoides.**

El proceso cultriforme es una estructura ventromedial del basicráneo, que en el celurosauro indet. MCF-PVPH 411 se proyecta anteriormente en forma horizontal por delante de los procesos basipterigoideos (Fig. 3.37 y 3.48). Si bien el basiesfenoides participa formando la base de este proceso, el cuerpo de la estructura está formado el paraesfenoides, elemento al que está fuertemente fusionado. Se trata de una delicada proyección laminar de hueso en forma de espada, de unos 50 mm de largo (medidos sobre la superficie ventral de la estructura), cuyo eje axial se orienta aproximadamente paralelo al eje del techo del cráneo. La base del proceso cultriforme es comprimida lateralmente y no bulbosa y neumática como en los troodontidos (Currie y Zhao, 1993a). Posterodorsalmente, el proceso cultriforme desarrolla hacia la pared anterior del basicráneo una expansión dorsal alar, formada por una fina lámina de hueso. Esta delicada estructura axial, se ubica por delante de la fenestra anterior de la fosa pituitaria, actuando como un septo medial que divide virtualmente la abertura en dos en vista anterior (Fig. 3.45). El proceso cultriforme soporta dorsalmente el septo interorbital, que se apoya en un surco presente en la superficie dorsal del proceso. En el ejemplar MCF-PVPH 411, el septo interorbitario no se preservó osificado y probablemente habría permanecido cartilaginoso durante toda la vida del animal. Un septo interorbitario osificado está presente en neoceratosaurios (Fig. 2.12D) y en los carcharodontosáuridos (Fig. 2.11D), mientras que probables restos de septo interorbitario osificado se observan en algunos tiranosáuridos adultos de gran porte (Currie, com. pers. 2006). En corte transversal, el proceso cultriforme del celurosauro indet. MCF-PVPH 411 tiene forma de V, “abierto hacia arriba”, debido a la presencia del surco que lo recorre dorsalmente. La superficie ventral del proceso cultriforme es lisa y continua hasta los procesos basipterigoideos, por delante de los cuales no se desarrolla un receso subselar, como el presente en *Allosaurus* (UUVP 5961) o *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073). El proceso cultriforme forma con los procesos basipterigoideos un trípode en vista posteroventral (Fig. 3.43). La longitud del proceso cultriforme no supera la distancia anteroposterior entre los tubérculos basales y los procesos basipterigoideos, como sí ocurre en *Sinraptor* (IVPP 10600), *Troodon* (TMP 82.19.23) y probablemente también en *Giganotosaurus* que presentan relativamente largos procesos cultriformes.

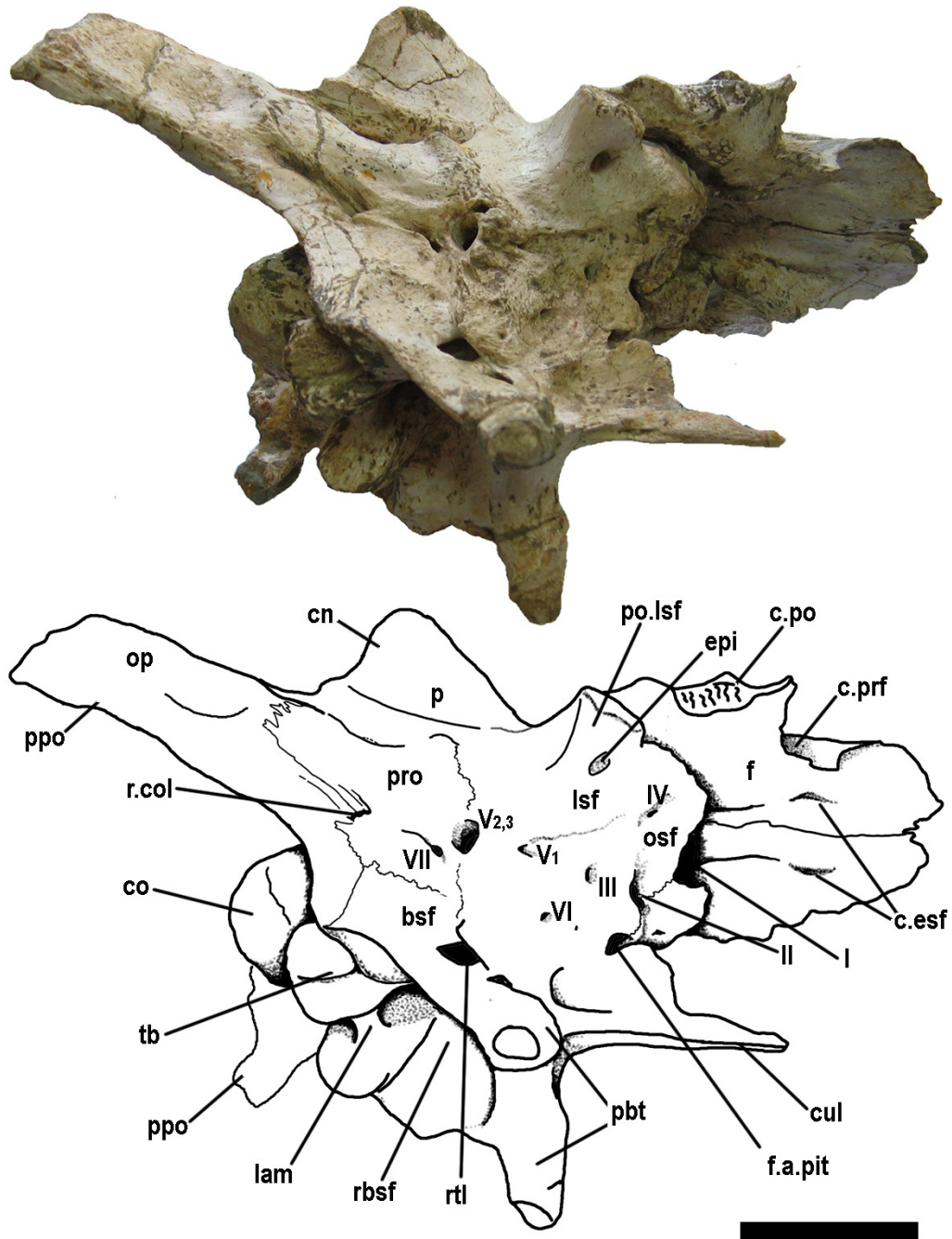


Fig. 3.43. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Neurocráneo en vista ventrolateral derecha. Escala: 5 cm Abreviaturas en pág. 19.

En la cavidad endocraneana del celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, el basiesfenoides forma el piso de la fosa medular, desde aproximadamente el umbral del foramen magno hasta el *dorsum sellae*, a lo largo de unos 60 mm. El piso de la fosa medular es angosto y no es horizontal, sino que el sector anterior se proyecta dorsalmente en forma gradual hasta ser abruptamente interrumpido por el foramen infundibular, que abre en el piso del endocráneo por delante del *dorsum sellae* comunicando la cavidad endocraneana con la fosa pituitaria (Fig. 3.44). El ángulo que se forma entre el sector posterior y el sector anterior del piso de la fosa medular, corresponde a la flexura pontina en el encéfalo, la cual es mucho más cerrada en *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073).

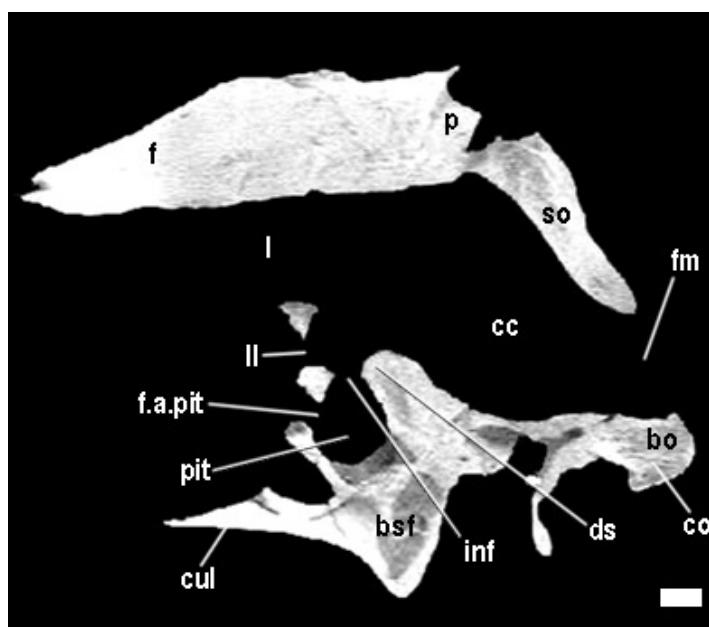


Fig. 3.44. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Tomografía, corte sagital. Detalle de la fosa pituitaria y forámenes asociados. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

Como en el resto de los terópodos estudiados, el *dorsum sellae* es bajo y no se proyecta dorsalmente hacia la cavidad endocraneana (Fig. 4.44). Por detrás del *dorsum sellae* se encuentra el par de forámenes internos del nervio craneano VI (*Abducens*), ubicados a ambos lados de la línea media, en el basiesfenoides. Los nervios craneanos VI derecho e izquierdo abandonaban la cavidad endocraneana a

través de estos forámenes internos, atravesando anteroventralmente el basiesfenoides y saliendo al exterior mediante dos pequeños forámenes circulares en la cara lateral del basicráneo (Figs. 3.43 y 3.45). En su recorrido hacia el exterior, el nervio VI atraviesa el basiesfenoides lateralmente a la fosa pituitaria (Fig. 3.41C-E). En otros terópodos (e.g. *Abelisaurus* (MPCA 11.098), *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236), *Carnotaurus* (MACN-CH 894), *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073; Rauhut, 2004), *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) y *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01)), los canales del nervio craneano VI atraviesan la pared posterior de la fosa pituitaria por lo que no se observan forámenes externos en una vista lateral del basicráneo. En estos casos, los nervios abandonan la fosa pituitaria a través del foramen anterior de la fosa si las paredes anteriores de la misma están osificados.

La morfología de fosa pituitaria en el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 pudo ser estudiada mediante el uso de tomografías computadas (Figs. 3.44 y 3.46). Se trata de una cavidad vertical, globosa y oval en corte transversal (Fig. 3.46). Está excavada internamente en el sector anterodorsal del basiesfenoides y se localiza posterodorsalmente al proceso cultriforme (Fig. 3.44). La pared posterior de la fosa pituitaria es prácticamente vertical, mientras que las paredes laterales son muy delgadas y laminares. Externamente, abre sobre estas últimas un pequeño foramen vascular en forma de ojo, que corresponde probablemente a una vena pituitaria (Fig. 3.45). En el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 la pared anterior de la fosa pituitaria está osificada. Esta pared anterior se forma por la unión anteromedial de las paredes laterales, que dejan una abertura anterior localizada justo por debajo del único foramen craneano II, denominada en esta Tesis fenestra pituitaria anterior (Figs. 3.44 y 3.45). El volumen de la cavidad pituitaria no es un buen indicador del volumen del cuerpo de la glándula pituitaria propiamente dicha, ya que esta generalmente no ocupa todo el espacio disponible en la cavidad, estando acompañada de otros tejidos blandos y gran cantidad de vasos sanguíneos (Hopson, 1979). Posteroventralmente la cavidad pituitaria se reduce paulatinamente de tamaño hasta transformarse en un canal de posición casi horizontal, que se continúa como el canal de las carótidas internas, las que se separan posteriormente (Figs. 3.42A y 3.46H-J).

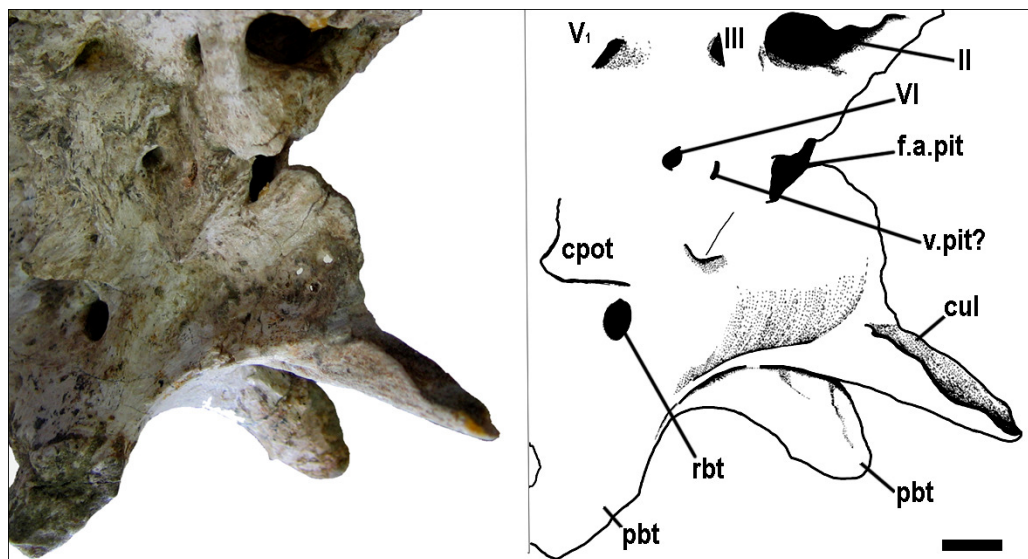


Fig. 3.45. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Basicráneo en vista antero-lateral derecha. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

### Proótico.

El proótico está por detrás del lateroesfenoides, formando junto con este una parte importante de la pared lateral del neurocráneo (Fig. 3.48). En el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, el proótico es un elemento de forma cuadrangular que contacta dorsalmente con el parietal, posteriormente con el opistótico y ventralmente con el basiesfenoides mediante suturas más o menos claras. El contacto proótico-parietal es corto y corre anteroposteriormente por debajo de la base de la cresta nuczal. Si bien no es una sutura clara, el contacto queda evidente mediante una profunda depresión longitudinal que se genera entre ambos elementos (Fig. 3.48). El proótico proyecta posteriormente una rama horizontal, que es dorsal al receso columelar, la cual alcanza la base del proceso paraoccipital contactando de esta manera con el opistótico. Dicho contacto es una sutura clara a lo largo de los bordes dorsal, posterior y ventral de la rama posterior del proótico (Fig. 3.48). Ventralmente a la rama posterior del proótico, sobre la cual no se desarrolla una cresta ostoesfenoidal conspicua, se encuentra el receso columelar ubicado en un en una suave depresión (Figs. 3.47 y 3.48). Se trata de una abertura alargada dorsoventralmente y orientada posteriormente, por lo que tiene una silueta triangular en vista lateral (Fig. 3.48). En algunos casos, como por ejemplo en los tiranosáuridos, (*Daspletosaurus*, TMP 2001.36.01) el basiesfenoides alcanza

dorsalmente ese nivel, participando en la formación del piso del receso columelar (Currie, 1997a). En el extremo ventral del receso columelar, hay un pequeño foramen, delimitado anteriormente por el proótico y posteriormente por el opistótico, que comunica internamente con el canal del foramen metótico (Fig. 3.48). Como fuera mencionado anteriormente, este foramen corresponde probablemente al foramen craneano IX, que tiene una salida independiente de los nervios X y XI.

Anteriormente el proótico contacta con el lateroesfenoides mediante una sutura clara y sinuosa, que corre dorsoventralmente en la cara lateral del neurocráneo, desde el techo craneano hasta la abertura del nervio craneano V<sub>2,3</sub> (Fig. 3.48). En el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 el proótico conforma los márgenes dorsal, posterior y probablemente ventral de dicho foramen, mientras que el lateroesfenoides conforma el margen anterior (Fig. 3.43). Una situación similar se observa en el tiranosáurido *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01) donde el proótico participa en la formación del foramen V<sub>2,3</sub> y el canal de la rama oftálmica, si bien el foramen V<sub>1</sub> está incluido completamente en el lateroesfenoides. En algunos terópodos, como *Troodon* (Currie y Zhao 1993a) el lateroesfenoides no participa en la formación del foramen V, el cual queda completamente incluido en el proótico. En el ejemplar MCF-PVPH 411, la sutura proótico- lateroesfenoides se presenta engrosada, generando pronunciamiento de la superficie del hueso que separa las dos aberturas del Trigémico (Fig. 3.43).

Ventralmente el proótico contacta con el basiesfenoides a lo largo de una sutura horizontal, delgada y muy sinuosa, que se vuelve difusa anteriormente, por debajo del foramen V<sub>2,3</sub> y en la base de la cresta preótica (Fig. 3.48). La cresta preótica consiste en una pequeña proyección alar ventrolateral pero no laminar, de forma triangular y relativamente poco desarrollada, a diferencia de las crestas conspicuas y laminares presentes en otros terópodos (e.g. abelisáuridos). El proótico probablemente conforme solo la base de la estructura, mientras que el basiesfenoides conforma la mayor parte de la misma. La composición mixta de la cresta preótica se observa claramente en *Sinraptor* (IVPP 10600) y en el tiranosáurido *Daspletosaurus* (RTM 2001.36.01).

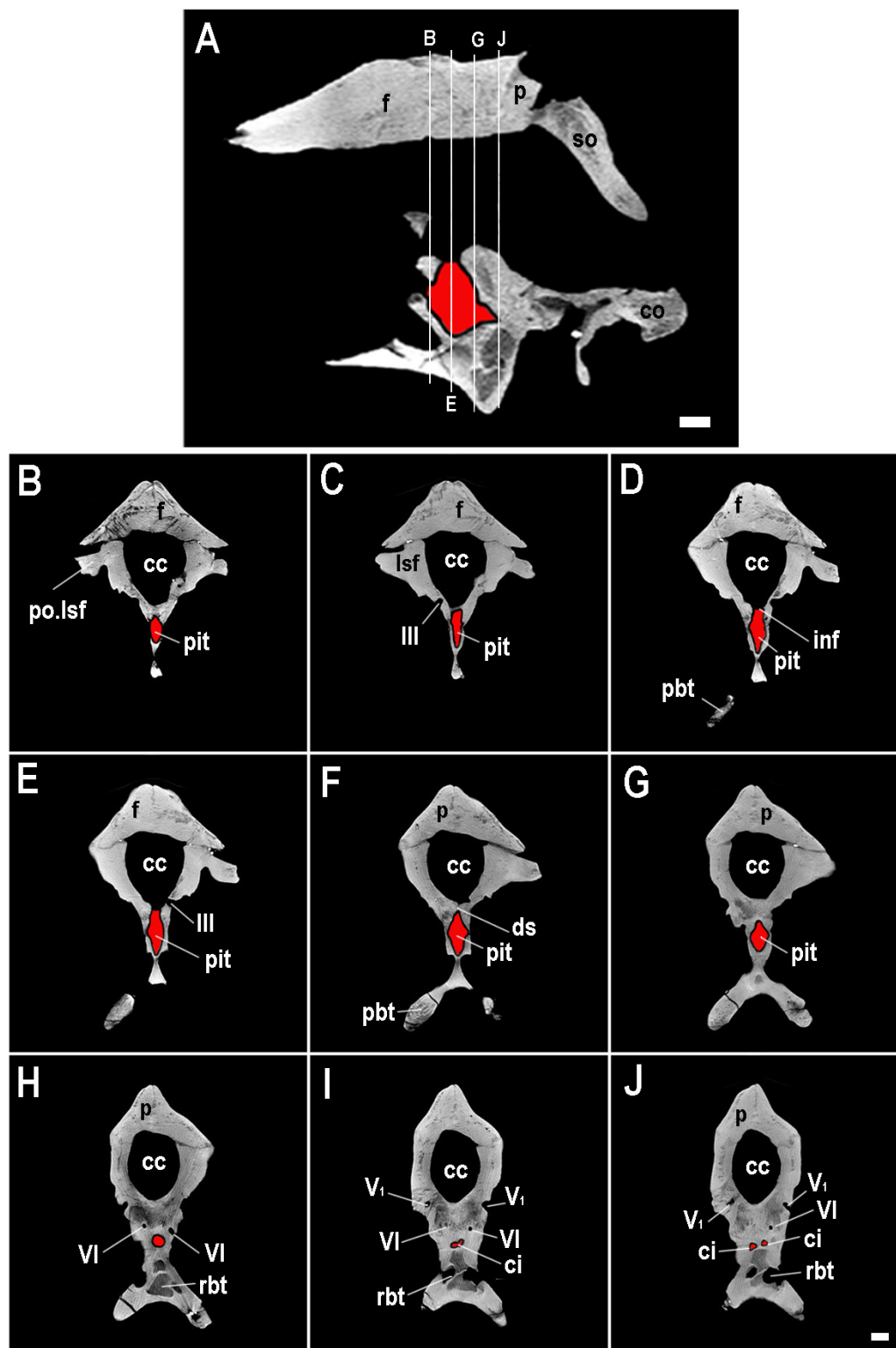


Fig. 3.46. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Tomografías: Corte sagital (A) y cortes coronales (B-J) mostrando la fosa pituitaria y las carótidas internas en rojo. Escala: 1 cm. Abrev. en pág. 19.

El foramen del nervio craneano VII abre en el proótico posteriormente al foramen maxilomandibular del Trigémico ( $V_{2,3}$ ) (Fig. 3.48). Se trata de un foramen pequeño y angosto, anteroposteriormente comprimido. Presenta una leve forma de ocho, debido a una constricción que indica el punto de separación de las ramas *hiomandibular* y *palatina* del nervio Facial. La constricción marca además el punto de inflexión entre dos surcos, suavemente marcados en el hueso, que corresponden a las impresiones dejadas por dichas ramas. El surco que se dirige horizontalmente hacia atrás alcanzando el margen anterior del receso columelar, corresponde a la rama hiomandibular, mientras que el surco que se dirige anteroventralmente hasta casi alcanzar el contacto proótico- basiesfenoides corresponde a la rama palatina (Fig. 3.48). En el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, los forámenes  $V_{2,3}$  y VII abren sobre la superficie del proótico y ambos son perfectamente visibles en vista lateral, como en la mayoría de los terópodos con la excepción de los tiranosáuridos (e.g. *Daspletosaurus*, TMP 2001.36.01; *Tyrannosaurus*, LACM 150167), en los cuales ambas aberturas desembocan en el interior de un profundo receso cuya abertura es la única que se observa en vista lateral (ver Fig. 5.7B,C).

Endocranealmente, el proótico forma una parte importante de la cápsula ótica, cuya pared medial o interna se evidencia como la *eminencia vestibular* (Figs. 3.34 y 3.36). Sobre la superficie de la eminencia vestibular se observa una sutura vertical entre el proótico anteriormente y un elemento que aparentemente corresponde al epiótico. Este mismo contacto se observa también en el tiranosáurido *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01), en donde gracias a una fractura en este sector del neurocráneo se observa claramente que el elemento anterior corresponde al proótico mientras que el elemento posterior está en continuidad con el supraoccipital, lo que indica que se trata del epiótico (totalmente fusionado al supraoccipital) y no del opistótico. Probablemente la misma situación se da en ejemplar MCF-PVPH 411. Sobre la cara anterior de la eminencia vestibular se desarrolla el receso flocular, que es de forma circular y relativamente pequeño, como en la mayoría de los terópodos no avianos excepto en los maniraptores (e.g. *Troodon*, Fig. 2.18B). Debido a que el neurocráneo del ejemplar MCF-PVPH 411 está completo no es posible presentar una ilustración del receso flocular, al que se accede visualmente desde la abertura del tracto olfatorio (nervio craneano I), si bien puede identificarse en las tomografías (Fig. 3.40G).



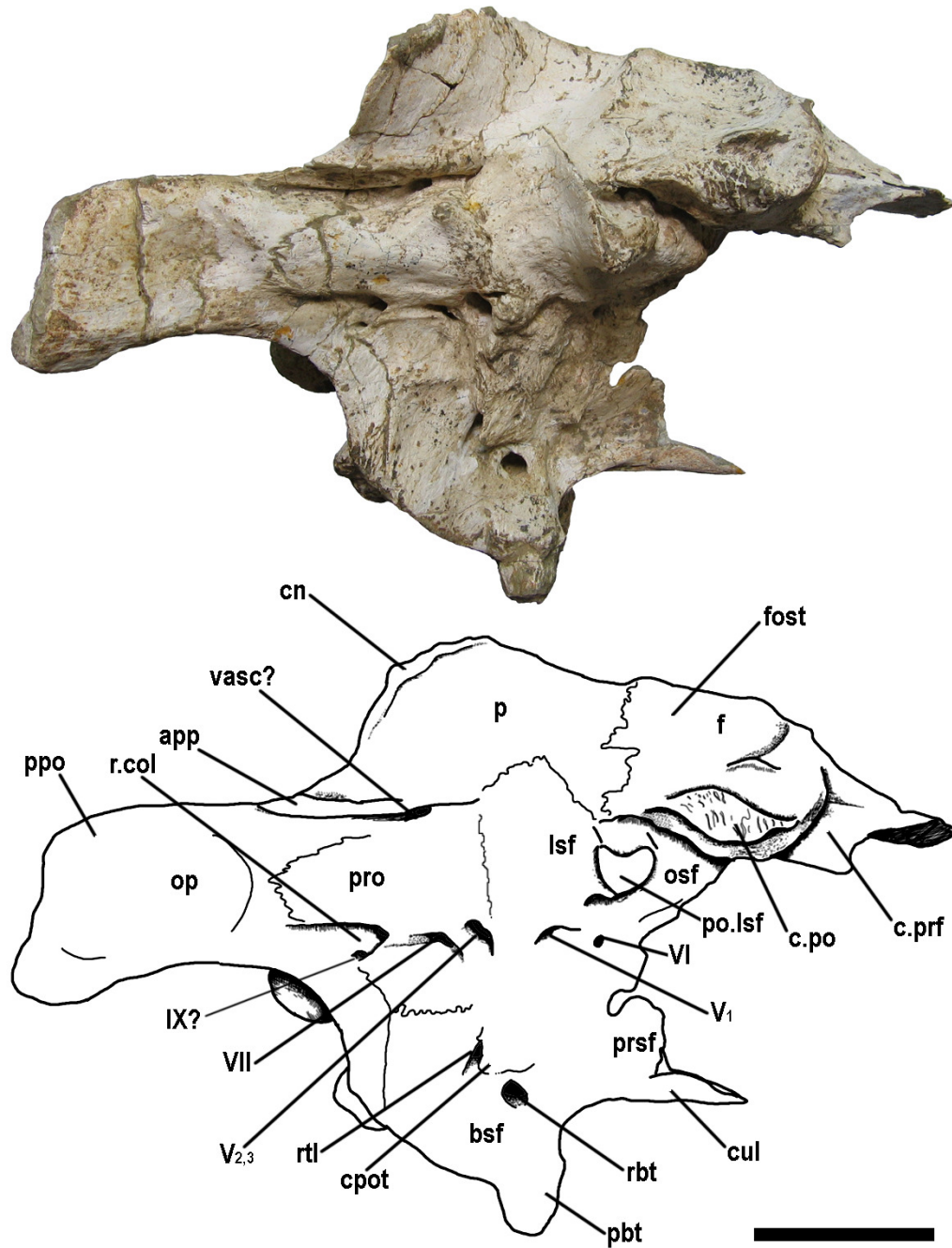


Fig. 3.47. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Neurocráneo en vista lateral derecha. Escala: 5 cm. Abreviaturas en pág. 19.

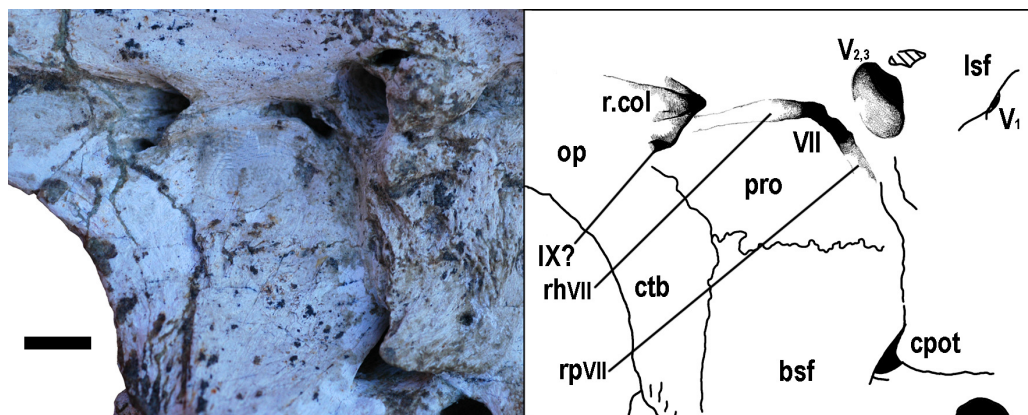


Fig. 3.48. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Proótico en vista lateral derecha. Detalle de los nervios craneanos V, VII y receso columelar. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

**Oído interno.** La eminencia vestibular contiene el laberinto óseo del oído interno. En el ejemplar MCF-PVPH 411, las tomografías solo permiten reconocer algunas partes del laberinto óseo ya que los canales semicirculares están rellenos con sedimento con una densidad similar a la del fósil, lo que hace que los límites entre uno y otro sean difíciles de distinguir (Fig. 3.40H). En el corte sagital del neurocráneo se puede apreciar parte de los canales semicirculares anterior, lateral y posterior, permitiendo una apreciación del diámetro de los canales y del tamaño (ancho y largo) del laberinto óseo y su posición en el neurocráneo (Fig. 3.49). En el celurosaurio indet. MCF-PVPH-411 los canales semicirculares anterior y posterior tendrían un tamaño similar, como en otros terópodos (Larsson, 2001; Rogers, 1998; Sanders y Smith, 2005; Stokstad, 2005). El ángulo de separación entre los canales semicirculares anterior y posterior no puede medirse en una primera instancia, ya que no es posible realizar una reconstrucción en 3D suficientemente informativa. Sin embargo, en base a la forma del corte transversal del tubo de ambos canales semicirculares en una tomografía sagital del neurocráneo, se infiere que éstos forman un ángulo bastante abierto, lo suficiente como para que en un corte sagital se vean sectores en los que ambos canales están cortados longitudinalmente y no transversalmente (Fig. 3.49A,C). Si el ángulo entre los canales semicirculares anterior y posterior fuera cercano a  $90^\circ$ , se vería el corte longitudinal de uno y el corte transversal del otro, y viceversa, mientras que en el caso de un ángulo muy cerrado (aproximadamente de  $45^\circ$  o menos) se verían ambos canales semicirculares cortados transversalmente.

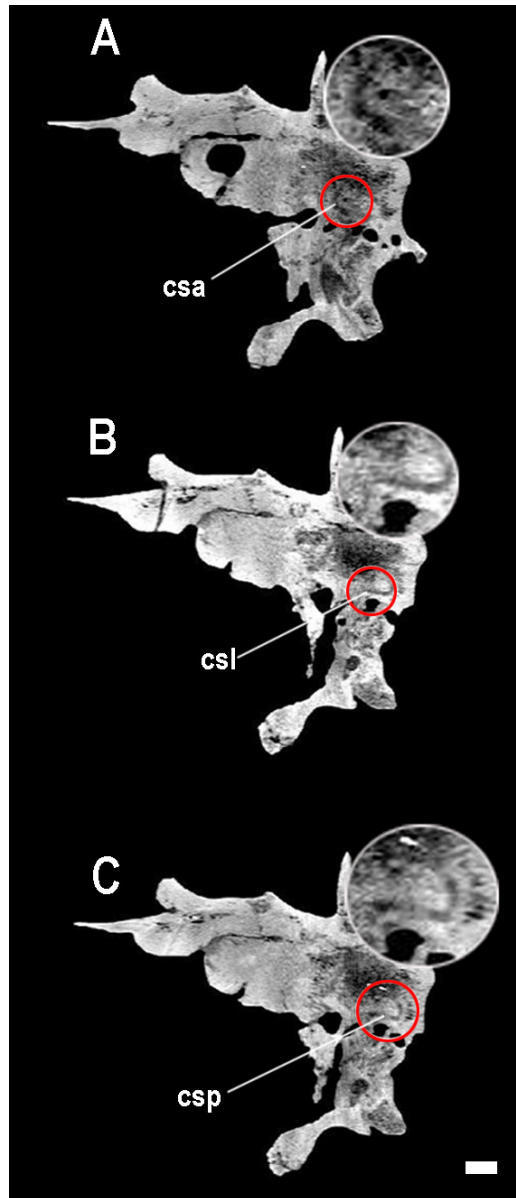


Fig. 3.49. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Tomografía, corte sagital. Detalle del laberinto óseo del oído interno izquierdo (A-C). Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

*Allosaurus fragilis* presenta un ángulo entre los canales semicirculares de aproximadamente  $45^\circ$  (Rogers, 1999), mientras que *Ceratops nasicornis* presenta un ángulo de unos  $85^\circ$ , siendo esta última la disposición general para terópodos basales según algunos autores (Sanders y Smith, 2005). Probablemente sea también el caso del oído interno del ejemplar MCF-PVPH 411.

El canal semicircular lateral a su vez, es un buen indicador de la posición u orientación de la cabeza del animal en vida, ya que este se ubica paralelo a la horizontal del suelo (Fig. 3.49B). El laberinto óseo (sin incluir lagena), mide aproximadamente 15 mm de altura y 22 mm de ancho. En las tomografías del ejemplar MCF-PVPH 411, el grado de desarrollo dorsoventral de la lagena no puede observarse con claridad, pero aparentemente se trata de una lagena sencilla y cónica, sin curvamientos distales y poco desarrollada longitudinalmente, similar a la presente en *Allosaurus* (Rogers, 1999), *Ceratosaurs* (Sanders y Smith, 2005), *Tyrannosaurus* (Brochu, 2000; Stokstad, 2005) y *Carcharodontosaurus* (Larsson, 2001) (Fig. 3.50). En las tomografías, se observa la fosa floclular, que es larga y profunda, invaginando desde la pared del endocráneo entre los canales semicirculares, principalmente el anterior, y dificultando la identificación de los mismos en el nivel del vestíbulo del oído interno (Fig. 3.40G,H).

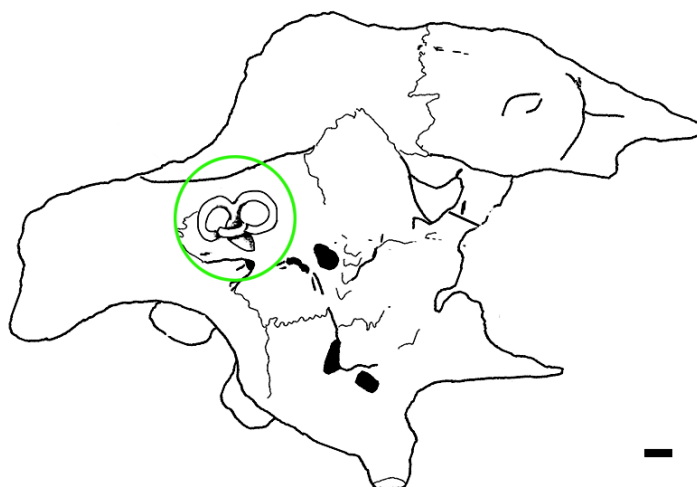


Fig. 3.50. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Esquema del neurocráneo en vista lateral izquierda, mostrando la posición del oído interno. Escala: 1 cm.

### **Lateroesfenoides.**

En el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 el lateroesfenoides contacta mediante suturas claras posteriormente con el proótico, dorsalmente con el parietal y levemente con el frontal, y ventralmente con el basiesfenoides, mientras que el contacto anterior con el orbitoesfenoides no es una sutura visible. El lateroesfenoides

es un elemento que forma un sector importante de la pared lateral del neurocráneo, y se observa de forma completa solo en vista lateral (Fig. 3.48). La superficie del lateroesfenoides es lisa, si bien presenta algunas irregularidades en el lado izquierdo producto de la patología descrita anteriormente. El contacto dorsal del lateroesfenoides con los elementos del techo craneano es mediante una sutura visible. Contacta principalmente con el parietal y muy brevemente con el frontal, justo sobre el proceso postorbital del lateroesfenoides (Fig. 3.48). La sutura lateroesfenoides-parietal tiene forma de “V” invertida, y es algo sinuosa posteriormente, mientras que la sutura lateroesfenoides-frontal es anteroposteriormente corta, limitándose al borde dorsal del proceso postorbital del lateroesfenoides, allí donde ambos elementos ofrecen una superficie de contacto para el elemento postorbital.

Anteroventralmente, el lateroesfenoides contacta con el orbitoesfenoides, aunque a diferencia de lo que ocurre con los otros elementos lindantes, las suturas con este elemento están oscurecidas debido al grado de fusión alcanzado entre los mismos (Figs. 3.43 y 3.48). Para determinar la ubicación del contacto entre ambos elementos, se utilizan los forámenes de los nervios craneanos III (Oculomotor) y IV (Troclear), cuyos márgenes se encuentran delimitados entre el orbitoesfenoides y lateroesfenoides en la mayoría de los dinosaurios (Currie, 1997a,b). En el ejemplar MCF-PVPH 411, los forámenes de los nervios III y IV se encuentran ventral y anteriormente al proceso postorbital del lateroesfenoides respectivamente, y el lateroesfenoides probablemente este involucrado en la formación de los márgenes posteriores de ambos forámenes. El foramen del nervio III es de forma circular, mide 4 mm de diámetro y se localiza por detrás del borde posterior del foramen del nervio II (Fig. 3.43). Por su parte, el foramen del nervio craneano IV se ubica anterodorsalmente al foramen del nervio III. La abertura de este foramen, que tiene forma de coma, se orienta anteriormente por lo que se observa mejor en una vista anterior del neurocráneo que en una lateral (Fig. 3.51).

Posteriormente, el lateroesfenoides contacta con el proótico mediante una sutura clara y sinuosa que corre dorsoventralmente desde el contacto con el parietal hasta el margen dorsal del foramen maxilomandibular ( $V_{2,3}$ ) del nervio Trigémino. Ventralmente al foramen  $V_{2,3}$  el contacto proótico-lateroesfenoides se vuelve más

difuso (Fig. 3.48). El lateroesfenoides conforma el margen anterior de dicho foramen. Si bien la rama oftálmica ( $V_1$ ) del Trigémico abandona el endocráneo a través de la misma abertura interna que las ramas maxilar y mandibular, se separa de éstas atravesando la pared anterior del canal principal y se dirige anterolateralmente a lo largo de unos 12 mm, para salir al exterior a través de un pequeño foramen incluido íntegramente en el lateroesfenoides (Figs. 3.43, 3.48 y 3.51). Brochu (2003), describe para *Tyrannosaurus*, que la rama oftálmica del nervio trigémico pasa a través del lateroesfenoides y sale por un foramen en su superficie anterodorsal y por detrás del epipterigoides, como en otros tiranosáuridos y al menos algunos otros terópodos celurosaurios incluyendo a las aves. La presencia de una rama oftálmica separada también se observa en los tiranosáuridos y en los abelisáuridos (e.g. *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y *Carnotaurus* (MACN-H 894)), a diferencia del único foramen presente en *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) y *Troodon* (TMP 82.19.23), o la separación incipiente de la rama oftálmica que se observa en *Sinraptor* (Currie y Zhao 1993b). Si bien el foramen ( $V_{2,3}$ ) se encuentra siempre en o asociado al proótico, el foramen ( $V_1$ ) está incluido en el lateroesfenoides por lo que se puede decir que el lateroesfenoides participa en la formación del trigémico, como en la mayoría de los terópodos estudiados (ya sea que presenten una rama oftálmica separada o no) con la excepción de *Troodon* sp. (Currie y Zhao, 1993a). En el ejemplar MCF-PVPH 411 hay una prominencia vertical de forma irregular, generada por el engrosamiento del contacto sutural proótico-lateroesfenoides, que separa los forámenes  $V_1$  y  $V_{2,3}$ . El foramen de la rama oftálmica está orientado anteriormente, por lo que se ve en forma parcial en vista lateral (Fig. 3.48).

La estructura más conspicua que conforma el lateroesfenoides es el proceso postorbital del lateroesfenoides, que se proyecta desde la pared del neurocráneo en forma transversal al eje axial, como en todos los terópodos. Esta proyección en forma de dedo delimita anteriormente la fosa supratemporal (Fig. 3.48). La longitud de la estructura es de 30 mm, medidos sobre el borde ventral de la misma, mientras que el ancho máximo transversal es de 20 mm, medidos anteroposteriormente. La forma del corte transversal del proceso es levemente triangular, con el borde ventral aquillado, mientras que el borde dorsal del proceso es plano y suavemente cóncavo en el extremo distal. El proceso postorbital está claramente separado del frontal (Fig.

3.31A), a diferencia del proceso postorbital del lateroesfenoides sumamente deprimido y ventralmente adosado al frontal presente en *Sinraptor* (IVPP 10600) o en *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1). En el ejemplar MCF-PVPH 411 el extremo distal del proceso postorbital del lateroesfenoides sobrepasa lateralmente al frontal en algunos pocos milímetros (Fig. 3.28). Entre el borde dorsal del proceso postorbital del lateroesfenoides y el frontal, queda delimitada una profunda canaleta, que debe su profundidad tanto al desarrollo del proceso como al de un pequeño alerón del frontal (Fig. 3.31A). Sobre la cara anteroventral del proceso postorbital del lateroesfenoides hay una pequeña depresión semicircular de bordes netos, poco profunda, que corresponde a la impresión dejada en la superficie de contacto del lateroesfenoides con el elemento del paladar epipterigoides (Fig. 3.43). Esta cavidad, tan bien definida en el ejemplar MCF-PVPH 411, no está presente en el resto de los terópodos estudiados, limitándose a ser un área levemente hundida (e.g. *Carnotaurus* (MACN-CH 894), *Troodon* (TMP 82.19.23) y *Tyrannosaurus* (LACM 150167)), o incluso no estar marcada en absoluto sobre la superficie del hueso (e.g. *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), *Sinraptor* (IVPP 10600)).

### **Orbitoesfenoides.**

El orbitoesfenoides contacta dorsalmente con el frontal y posteriormente con el lateroesfenoides, mientras que ventralmente contacta brevemente con el basiesfenoides y anteroventralmente contacta medialmente con su contraparte formando el frente del neurocráneo y el borde ventral de la abertura a través de la cual pasa el tracto olfatorio (nervio craneano I) (Fig. 3.51). Mientras que la sutura orbitoesfenoides-frontal es nítida, el resto de los contactos no son tan claros. Posteriormente, el orbitoesfenoides contacta con el lateroesfenoides y si bien no hay una sutura visible entre estos elementos, los forámenes de los nervios craneanos III y IV indican el contacto, como fuera mencionado anteriormente. El foramen III se localiza ventral al proceso postorbital del lateroesfenoides (unos 25 mm por debajo del mismo) y el foramen IV anterodorsalmente a este (ver lateroesfenoides) (Fig. 3.43). Ventralmente, los orbitoesfenoides contactan con el basiesfenoides a lo largo de una sutura casi imperceptible que corre posterodorsalmente hasta casi alcanzar el foramen V<sub>1</sub> (Fig. 3.46).



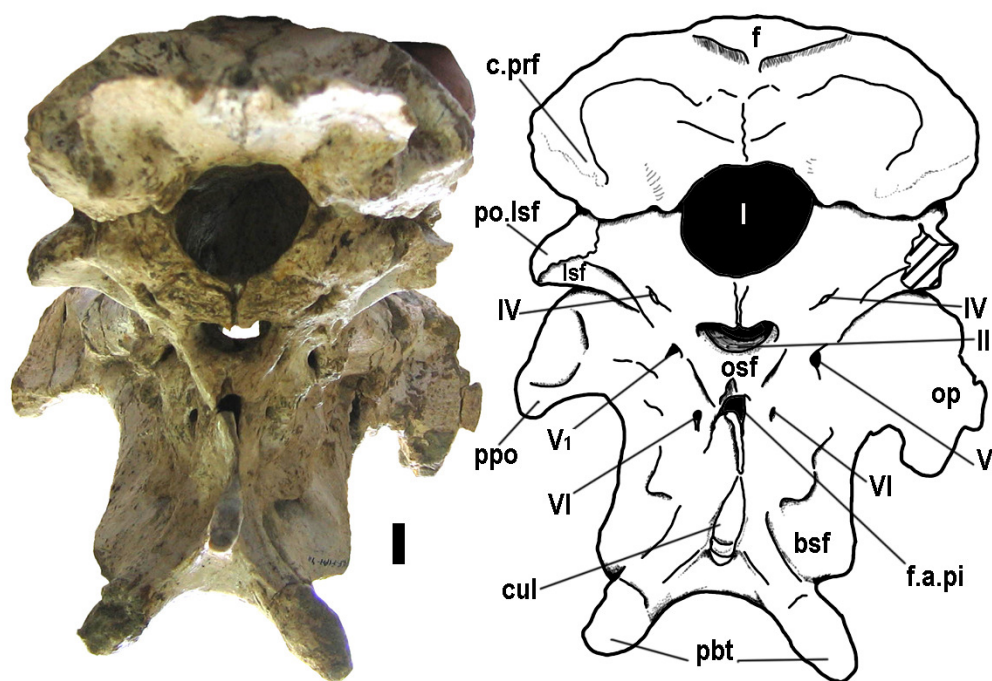


Fig. 3.51 Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Neurocráneo en vista anterior. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

Como fuera mencionado anteriormente, el orbitoesfenoides conforma el sector más anterior de la pared lateral del neurocráneo. Anteriormente, delimita junto con el frontal, la gran abertura del nervio craneano I (olfatorio), más específicamente del tracto olfatorio (Fig. 3.51). El orbitoesfenoides forma el margen lateral y ventral de dicha abertura, mientras que el margen dorsal lo forma el frontal, que cierra además el techo de la cavidad del tracto olfatorio y de los bulbos olfatorios (ver más adelante: complejo etmoidal). Las paredes proximales de la cavidad del tracto olfatorio no se preservaron de manera osificada, por lo que el orbitoesfenoides no contacta anteriormente con ningún elemento óseo, habiendo un espacio sin osificar entre este y el esfenetmoides (Fig. 3.52). El orbitoesfenoides es el único elemento de la pared lateral que entra en contacto ventromedial con su contraparte, dorsal y ventralmente al foramen craneano II (Fig. 3.51).

El par de forámenes para la salida del nervio craneano II confluyen anteroventralmente sobre la línea media en un único foramen, el cual está completamente incluido en el orbitoesfenoides, como en *Sinraptor* (IVPP 10600)



(Currie y Zhao, 1993b). La abertura resultante es transversalmente alargada, más ancha que alta, y se observa en vista anterior, ubicada ventralmente a la abertura del tracto olfatorio (foramen craneano I) (Fig. 3.51). La sutura medial entre ambos orbitoesfenoides se observa claramente sobre el margen dorsal del foramen II, pero no así sobre el margen ventral. Endocranealmente, por detrás del foramen interno del nervio II, se observa una depresión oval, que probablemente alojaba el quiasma óptico, y por detrás de este abre el foramen infundibular, que comunica ventralmente con la fosa pituitaria (Fig. 3.44).



Fig. 3.52. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Neurocráneo en vista lateral derecha, mostrando la posición de los elementos etmoidales desarticulados. Abreviaturas en pág. 19.

### **Complejo etmoidal (esfenetmoides + mesetmoides, fusionados).**

En el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, los elementos etmoidales osificados se preservaron en forma desarticulada del neurocráneo (Fig. 3.53), a diferencia de los elementos etmoidales firmemente fusionados al frontal presentes en abelisáuridos (e.g. MPCA 11.098; MACN-CH 894; MUCPV 294), carcharodontosáuridos (e.g. MUCPV-CH 1) y *Ceratosaurus* (calco de MWC 1). En el ejemplar MCF-PVPH 411 el esfenetmoides es un elemento en forma de U que cierra ventral y lateralmente el sector distal de la cavidad del tracto olfatorio y bulbos olfatorios, mientras que el frontal techa dorsalmente la cavidad. Anteroventralmente, el esfenetmoides porta un septo medial, formado por el mesetmoides (Ali *et al.*, 2008)) (Fig. 3.53A-C). El esfenetmoides articula dorsalmente con el frontal, encajando en dos ranuras parasagitales excavadas ventralmente en el frontal (Figs.

3.32, 3.52). Si bien el esfenetmoides está completo y en excelente estado de preservación, presenta una deformación leve debida a una compresión lateral que acercó las paredes laterales medialmente entre si, por lo que no “encaja” perfectamente en las impresiones del contacto de la cara ventral del frontal.

Lateralmente el esfenetmoides es de forma triangular, midiendo 50 mm de longitud y 48 mm de desarrollo dorsoventral máximo (Fig. 3.53D). El septo medial vertical se desarrolla anteroventralmente, y posiblemente alcanzaba dorsalmente el frontal estando completo, como en otros terópodos con elementos etmoidales preservados (Fig. 5.4A). Este septo internasal separa sagitalmente la cavidad en dos, allí donde se alojaban los bulbos olfatorios derecho e izquierdo. El septo internasal se proyecta anteriormente por delante del esfenetmoides como en *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01), en el cual el septo internasal se proyecta anteriormente varios centímetros por delante de la abertura, adosado al frontal. En el ejemplar MCF-PVPH 411 la longitud total del septo se desconoce por fractura. Tanto anteriormente como posteriormente, los márgenes de las paredes laterales del esfenetmoides presentan marcas y estrías, dejadas probablemente por el contacto con estructuras cartilaginosas que cerraban anteriormente las cavidades nasales (Fig. 3.53A).

Cuando se articula el esfenetmoides a la cara ventral del frontal, queda un espacio sin osificar entre este elemento y el orbitoesfenoides (Fig. 3.52), de unos 20 mm de largo sobre la línea media y 9 mm lateralmente. Ese espacio correspondería a un septoesfenoides no osificado. Excepto en *Sinraptor* (IVPP 10600), que también posee un esfenetmoides en forma de U, en el resto de los terópodos con esfenetmoides conocido (e.g. carcharodontosáuridos, neoceratosaurios y tiranosáuridos), este presenta forma de anillo al menos en el sector de los bulbos olfatorios, por lo que el frontal queda excluido del techo de la cavidad. En el caso de los tiranosáuridos, se observa en un individuo subadulto (*Daspletosaurus*, TMP 2001.36.01) que el esfenetmoides no se cierra completamente dorsalmente, por lo habría que tener en cuenta la posibilidad de que el cerramiento en forma de anillo del esfenetmoides pueda acaecer durante el desarrollo ontogenético.

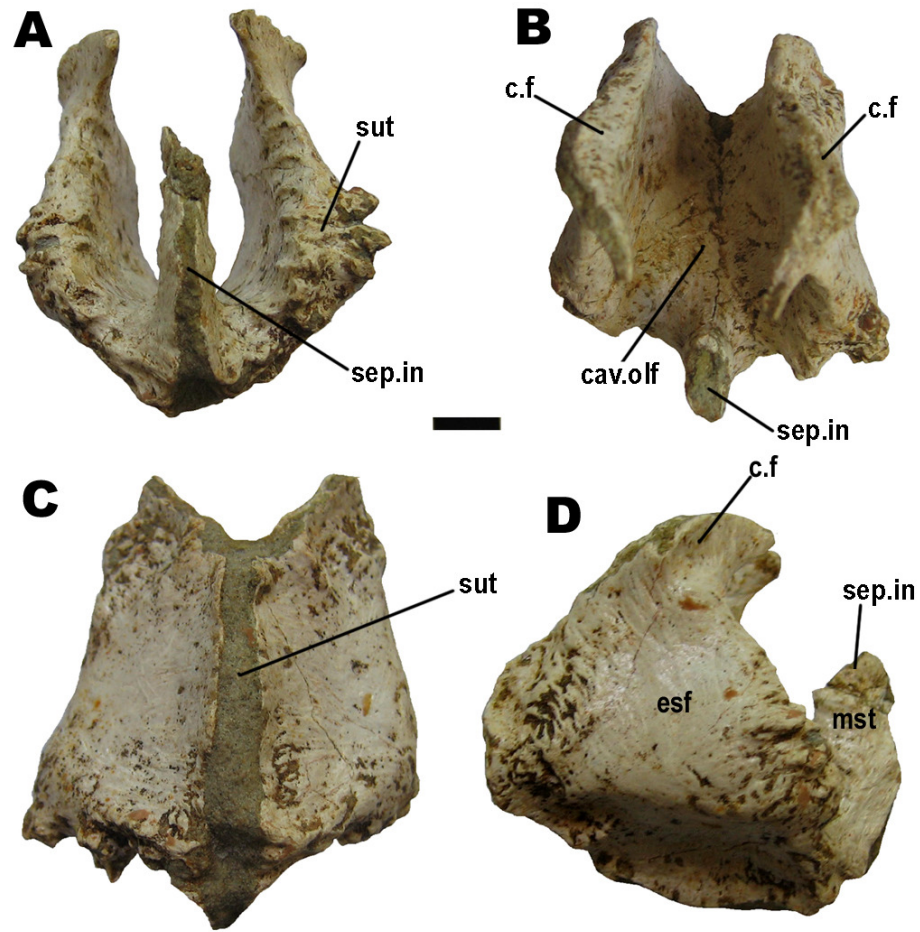


Fig. 3.53. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Elementos etmoidales fusionados en vista anterior (A), dorsal (B), ventral (C) y lateral (D). Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

### 3.2.5. *Giganotosaurus carolinii* Coria y Salgado, 1995



Fig. 3.54. *Giganotosaurus carolinii* (MUCPV-CH 1). Reconstrucción del cráneo en vista lateral (Museo “Carmen Funes”, Plaza Huincul). Escala: 10 cm.

#### Paleontología sistemática

THEROPODA Marsh, 1881

TETANURAE Gauthier, 1986

CARCHARODONTOSAURIDAE Stromer, 1931

*Giganotosaurus* Coria y Salgado, 1995

*Giganotosaurus carolinii* Coria y Salgado, 1995

(Figs. 3.54-3.66)

**Material:** MUCPV-CH 1. El material estudiado del espécimen holotipo corresponde al neurocráneo, que está desarticulado del resto del cráneo y casi completo. El grado de fusión alcanzado entre estos elementos es elevado, lo que sumado a la baja calidad de preservación que presenta el material, impiden la observación de contactos suturales de ningún tipo. Los procesos nasales de ambos frontales están incompletos.

**Localidad y Horizonte:** 15 Km. al sur de la Villa El Chocón, Provincia de Neuquén. Formación Candeleros, Subgrupo Río Limay (Albiano-Cenomaniano), Cretácico Superior del Grupo Neuquén (Coria y Salgado, 1995; Coria y Currie, 2002a).

### Descripción

El neurocráneo de *Giganotosaurus carolinii* (MUCPV-CH 1) está casi completo y si bien estructuras delicadas como el septo interorbitario osificado se han preservado, en términos generales la calidad de preservación del material no es buena debido a erosión, y a que presenta innumerables fracturas. El grado de fusión alcanzado entre los diferentes elementos que conforman el neurocráneo es máximo, indicando que se trata de un individuo adulto. El neurocráneo de *Giganotosaurus* presenta mucha similitud con las formas africanas *Carcharodontosaurus saharicus* (Coria y Currie, 2002a) y *C. iguidensis* (Brusatte y Sereno, 2007).

### Parietales

Los parietales de *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) contactan posteriormente con el supraoccipital, posterolateralmente con el opistótico, ventralmente con el proótico y anteriormente con los frontales, no habiendo suturas visibles con ninguno de estos elementos. Los parietales son elementos axialmente cortos y lisos, sin ornamentación, cuya exposición dorsal en el techo craneano queda extremadamente reducida debido a la inclinación posteroventral que presentan tanto el supraoccipital como la cresta nucal (Fig. 3.55). Ambos parietales están firmemente fusionados por lo que la sutura interparietal no es discernible. Tampoco hay una cresta sagital desarrollada, sino que la superficie dorsal expuesta de los parietales por delante de la cresta nucal, y delimitada entre las fosas supratemporales, forma una barra sagital que es plana y transversalmente ancha, estando las fosas ampliamente separadas entre sí. Esta barra sagital, anteroposteriormente corta, no es horizontal, sino que está inclinada anteroventralmente.

La cresta nucal de *Giganotosaurus* está bien desarrollada en profundidad por encima del foramen magno, pero a diferencia de lo que ocurre en la mayoría de los terópodos, está fuertemente inclinada hacia delante, acompañada posterodorsalmente por el supraoccipital, también fuertemente inclinado (Figs. 3.55 y 3.56). En *Sinraptor* (IVPP 10600), la región occipital por encima del foramen magno también está inclinada hacia delante, sin embargo la cresta nucal es una estructura vertical.

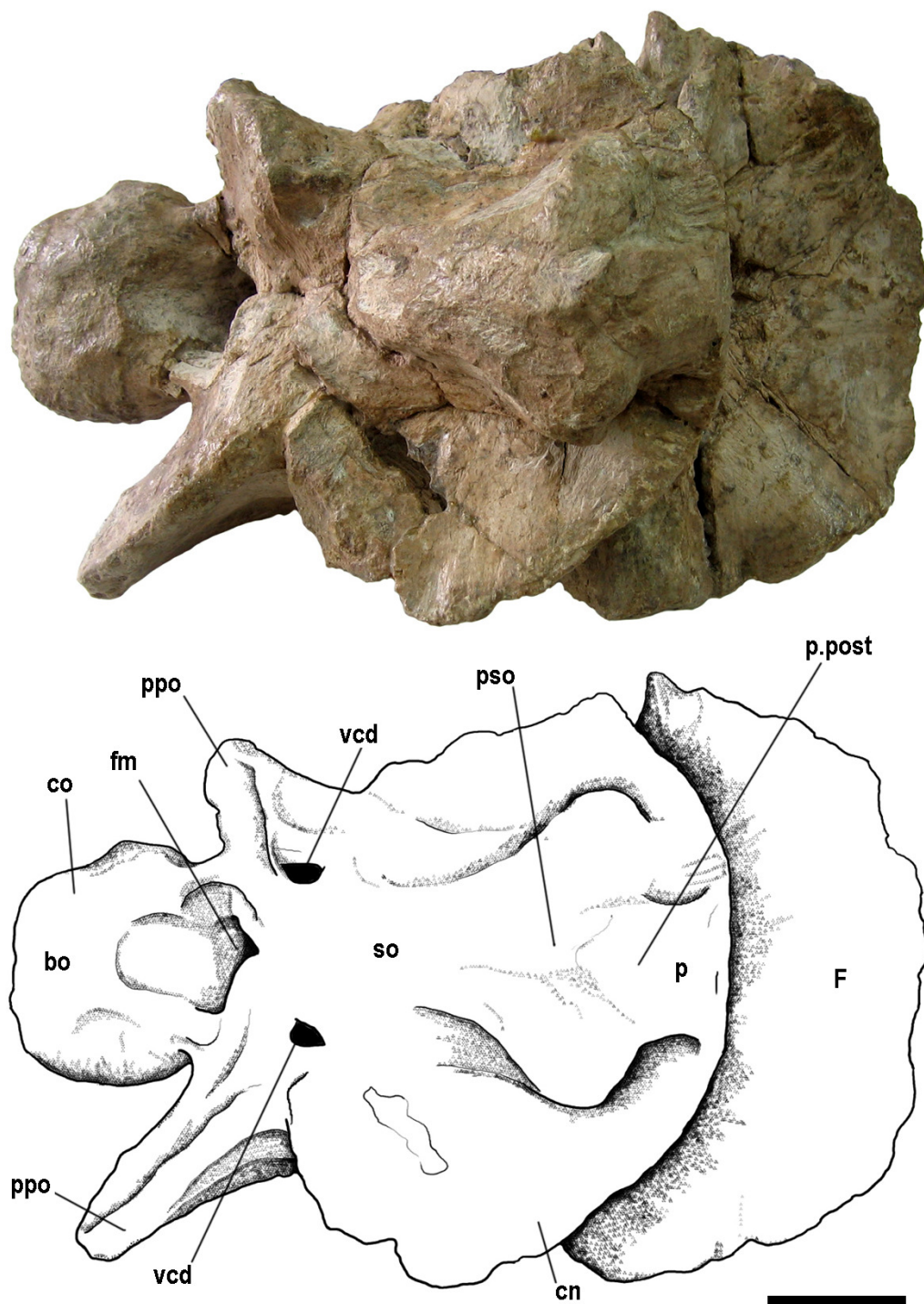


Fig. 3.55. *Giganotosaurus carolinii* (MUCPV-CH 1). Neurocráneo en vista dorsal. Escala: 5 cm. Abreviaturas en pág. 19.

En *Giganotosaurus*, el margen distal de la cresta nugal, si bien se ubica sobre un plano inclinado, se dispone transversalmente al eje axial del cráneo, por lo que en vista dorsal forma una línea transversal (Fig. 3.55). El borde anterior de la cresta nugal se encuentra por encima del nivel de la región interorbital del techo craneano. El ala posterolateral del parietal, que se preserva incompleta, contacta con el opistótico en la base del proceso paraoccipital.

Como fuera mencionado por Coria y Currie (2002a), los parietales fusionados proyectan posteromedialmente un proceso triangular que se apoya sobre la protuberancia supraoccipital (Fig. 3.55), de forma similar a lo que ocurre en los neoceratosaurios (e.g. *Carnotaurus* (MACN-CH 894), *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007)). Anteriormente, el contacto sutural del parietal con el frontal está completamente oscurecido por fusión, pero ambos elementos estarían conformando la amplia barra sagital que separa transversalmente ambas fosas supratemporales. La sutura fronto-parietal se encuentra probablemente sobre el tercio posterior de la barra sagital, justo por delante del borde de la cresta nugal inclinada (Fig. 3.56).

### **Frontales.**

Los frontales contactan posteriormente con los parietales y ventralmente con el lateroesfenoides, orbitoesfenoides y esfenetmoides. Todas esas suturas se han perdido por fusión. Lateralmente, se observa en el frontal las superficies de contacto con el postorbital, lagrimal y anterolateralmente con el prefrontal. Los procesos nasales, mediante los cuales los frontales contactan anteriormente con los huesos nasales no se preservan en el material si bien en algún momento formaron parte del ejemplar como fueran descritos e ilustrados por Coria y Currie (2002a).

Los frontales de *Giganotosaurus* son elementos axialmente largos y están fuertemente fusionados entre si por lo que la sutura interfrontal no es visible, si bien levemente distinguible, anteriormente (Coria y Currie, 2002a). Se trata de elementos que alcanzan un espesor considerable, llegando a tener 23 mm sobre el contacto interfrontal (Fig. 3.66A). La superficie dorsal de los frontal es básicamente plana, si



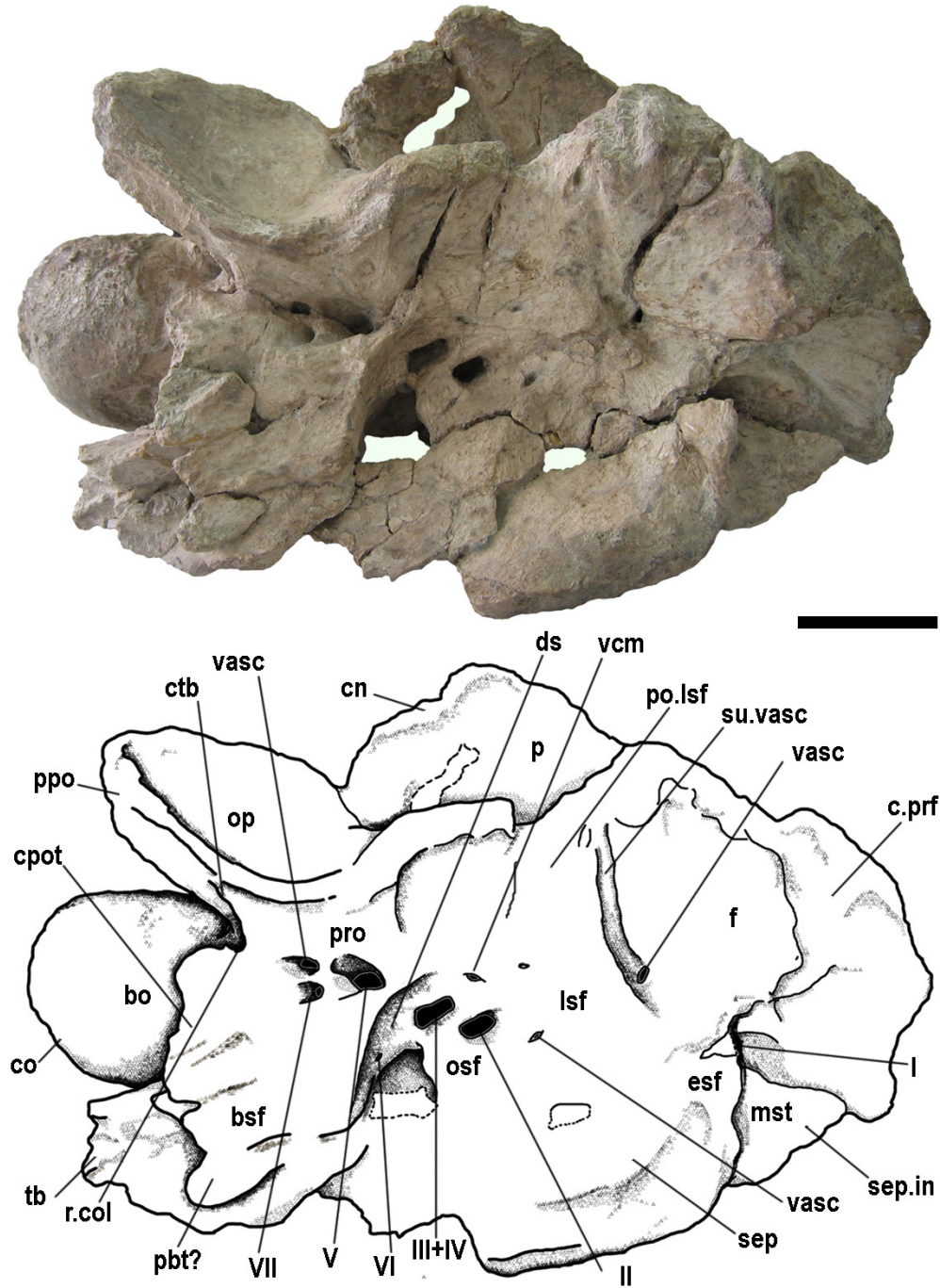


Fig. 3.56. *Giganotosaurus carolinii* (MUCPV-CH 1). Neurocráneo en vista lateroventral derecha. Escala: 5 cm. Abreviaturas en pág. 19.



bien los márgenes laterales se proyectan algo dorsalmente dándole al techo craneano un aspecto cóncavo hacia arriba en vista anterior (Fig. 3.60). Los frontales son lisos, sin ningún tipo de ornamentación, excepto por algunos surcos que corren mediolateralmente sobre la superficie del área orbitaria (Fig. 3.55).

La participación del frontal en el margen dorsal de la órbita se encuentra limitada en el cráneo articulado de *Giganotosaurus* (Fig. 3.54) debido la cercanía entre el prefrontal y el postorbital, y a la presencia del hueso palpebral fusionado al postorbital, que hace de puente entre este y el prefrontal (Coria y Currie 2002a; Coria y Currie, 2006). Si bien el frontal no participa del margen orbitario, el techo de la cavidad o bóveda orbitaria está bien desarrollado lateralmente.

El proceso postorbital del frontal, no se proyecta lateralmente en forma marcada, por lo que en vista dorsal no se destaca del resto del borde lateral del frontal (Fig. 3.55). Este proceso está bien desarrollado dorsoventralmente, ofreciendo una amplia superficie de contacto lateral para el hueso postorbital (Fig. 3.56). La superficie de contacto para el prefrontal, es una importante cavidad o muesca en el sector anterolateral de cada frontal.

La fosa supratemporal de *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) es de forma oval y mide anteroposteriormente 105 mm de largo (Coria y Currie, 2002a). Es una fosa supratemporal poco común en cuanto a que se trata de una cavidad que adopta una posición lateral en el neurocráneo, quedando delimitada ventral, anterior y medialmente por el frontal y dorsalmente por el ala posterolateral del parietal. La orientación de la fosa supratemporal es en sentido anterodorsal-posteroventral, como en *Sinraptor* (IVPP 10600) (Coria y Currie, 2002a), y se observa principalmente en vista lateral y no tanto en vista dorsal como en el resto de los terópodos estudiados (Fig. 3.56). El margen anterior de la fosa supratemporal está nítidamente marcado en el frontal, donde se forma un escalón transversal por detrás de proceso postorbital del frontal. El piso de la fosa supratemporal es plano y está constituido principalmente por el frontal y probablemente por parte del parietal. La fosa supratemporal ofrece una superficie de inserción para la musculatura temporal aparentemente más restringida que en otros terópodos de gran talla corporal, y relativamente más pequeña si se tiene

en cuenta el largo total del techo craneano o del mismo cráneo (Fig. 3.54). Esta inusual disposición de la fosa supratemporal responde probablemente a un tipo de adaptación particular en el movimiento y fuerzas realizados por la mandíbula de este animal durante la mordida. Estudios biomecánicos realizados sobre este aspecto indican que la mordida de *Tyrannosaurus rex*, por ejemplo, es más potente que la de *Giganotosaurus* (Therrien *et al.*, 2005; Snively *et al.*, 2006).

Sobre la superficie de la fosa supratemporal izquierda, se observa en *Giganotosaurus* un reborde suave en el hueso que corre transversalmente desde la pared anteromedial de la fosa hacia el margen lateral del frontal. Un reborde de constitución similar, ubicado sobre la pared medial de la fosa supratemporal en el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 y en *Sinraptor* (IVPP 10600), corresponde a la sutura frontoparietal engrosada que se proyecta hacia la fosa. De tratarse de la misma estructura, el reborde en *Giganotosaurus* podría estar indicando la ubicación del contacto frontoparietal, unos centímetros por detrás del margen anterior de la fosa supratemporal.

### **Supraoccipital**

En *Giganotosaurus* el supraoccipital es un elemento de importante tamaño, que conforma el sector posterodorsal del neurocráneo, por encima del foramen magno. Contacta anteriormente con los parietales y posterolateralmente con los exoccipitales. Aunque no hay suturas visibles entre estos elementos, pueden hacerse algunas inferencias a partir de marcas simétricas en el cuerpo de ambos exoccipitales dejadas por el supraoccipital, que está erosionado en cercanías del borde dorsal del foramen magno. El supraoccipital de *Giganotosaurus* es un elemento que no se dispone verticalmente, sino que está marcadamente inclinado posteroventralmente, como en el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, *Sinraptor* (IVPP 10600; Currie y Zhao 1993b) y *Ceratosaurus* (MWC 1). Tanto en *Giganotosaurus* como en *Sinraptor*, el sector dorsal de los exoccipitales también está inclinada hacia delante, de manera tal que la abertura del foramen magno se ubica sobre dicho plano inclinado.

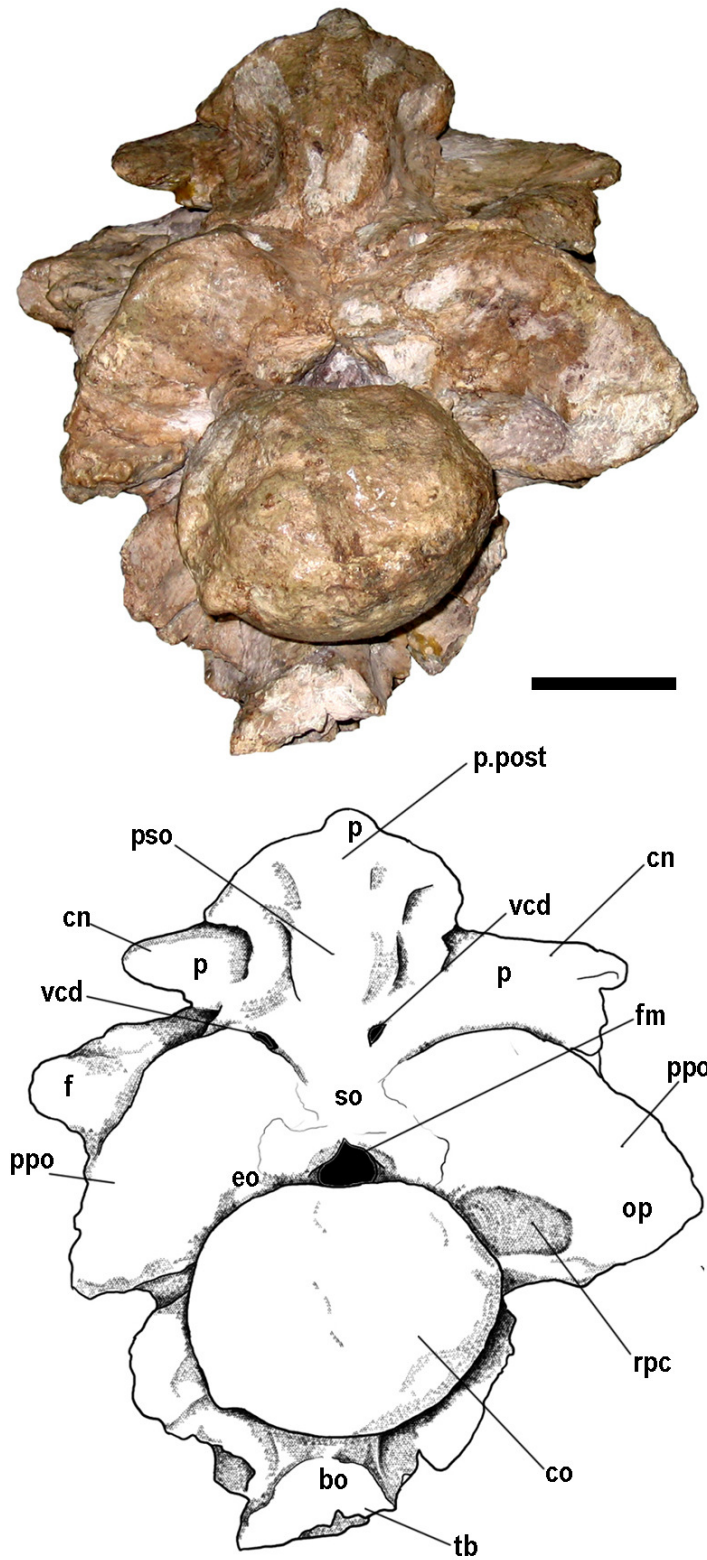


Fig. 3.57. *Giganotosaurus carolinii* (MUCPV-CH 1). Neurocráneo en vista posterior. Escala: 5 cm. Abreviaturas en pág. 19.

La prominencia supraoccipital tiene forma de lágrima con la parte ensanchada dirigida hacia delante y abarca longitudinalmente más del 60% del largo del supraoccipital (Fig. 3.55). Anteriormente, presenta un ancho considerable, que supera el ancho del foramen magno (Fig. 3.57). La prominencia supraoccipital acompaña el desarrollo longitudinal de la cresta nuchal hasta el borde distal de la misma. Debido a la inclinación hacia delante que presenta el parietal, el supraoccipital se dispone posterodorsalmente al parietal y no posteriormente a este, como en la mayoría de los terópodos estudiados, en los que el supraoccipital es vertical. El parietal emite una proyección posteromedial en forma de lengua que se apoya sobre el sector anterior de la prominencia supraoccipital. De esta manera, el supraoccipital alcanza dorsalmente un nivel por encima del techo craneano, en la zona interorbital del frontal (Fig. 3.55).

A cada lado de la prominencia supraoccipital, marcando el contacto posterolateral del supraoccipital con el parietal, se encuentra el foramen para la vena cerebral *capitis dorsalis* (Fig. 3.55 y 3.57), el cual fuera identificado en una posición más dorsal y sobre la misma prominencia supraoccipital por Coria y Currie (2002a, fig. 5). Estos forámenes son de forma semicircular y sus márgenes quedan definidos entre el supraoccipital, el parietal y probablemente el opistótico en el proceso paraoccipital. El canal a través del cual cada una de las venas cerebrales *capitis dorsalis* atravesaba el techo craneano, mide unos 30 mm de largo. Es de forma cónica, siendo la abertura externa de mayor diámetro que la abertura interna o endocraneana. Las venas cerebrales *capitis dorsalis*, se proyectan anteroventralmente de manera convergente hacia la línea media, para desembocar en el techo de la cavidad endocraneana en sendos forámenes ubicados en un suave receso.

Dorsolateralmente al foramen magno, se observan dos impresiones simétricas en forma de hoja orientadas ventralmente, las cuales alcanzan aproximadamente la mitad de la altura total del foramen. Estas impresiones serían producto de sendas proyecciones ventrales del supraoccipital que habrían estado superpuestas a ambos exoccipitales, pero no excluyéndolos de la formación del foramen (Coria y Currie, 2002a). La calidad de preservación de la superficie del hueso no es buena y estas “impresiones” podrían a su vez ser resultado de simples fracturas o erosión. La evidencia más fuerte a favor de las proyecciones ventrales del supraoccipital sobre

ambos exoccipitales se basa en la simetría que muestran las dos impresiones (Fig. 3.57), pero no hay suturas visibles entre el exoccipital y exoccipitales. Fuera como sea el caso, se considera en este texto que el exoccipital no es excluido de la formación del foramen magno, ya que si bien existe la posibilidad de que el supraoccipital emitiera un par de proyecciones posteroventrales que cubrían parcialmente cada exoccipital sobre los márgenes laterales del foramen magno, esto no implica su exclusión en la formación del mismo, sino su exclusión de la cara occipital.

Al igual que en el resto de los terópodos estudiados, el exoccipital de *Giganotosaurus* está completamente fusionado al opistótico conformando el complejo óseo exoccipital-opistótico, sin suturas visibles entre ambos elementos. El opistótico conforma la mayor parte del proceso paraoccipital y el contacto con el exoccipital está indicado posteroventralmente por el foramen metótico, el cual queda delimitado entre ambos elementos. El exoccipital contacta dorsalmente con el supraoccipital y ventralmente con el basioccipital, sin embargo los contactos suturares se han perdido por fusión. Ambos exoccipitales conforman los márgenes laterales del foramen magno, si bien, como fuera mencionado anteriormente, existe la posibilidad de que estuvieran dorsolateralmente recubiertos por sendas proyecciones ventrolaterales del supraoccipital (Coria y Currie, 2002a).

Los procesos paraoccipitales de *Giganotosaurus* se encuentran erosionados e incompletos distalmente. En congruencia con el resto de la región occipital, los procesos paraoccipitales no se ubican sobre un plano vertical, sino que están algo inclinados hacia delante, por lo que el canto dorsal de los mismos se orienta anterodorsalmente y no dorsalmente. Se trata de procesos paraoccipitales poco profundos, que apenas superan dos veces la altura del foramen magno (Fig. 3.57). Son estructuras robustas, sobre todo proximalmente, y nada laminares en comparación con los procesos paraoccipitales largos, delgados y profundos presentes en los tiranosáuridos y abelisáuridos. En *Giganotosaurus*, los procesos paraoccipitales se proyectan marcadamente hacia atrás y algo ventralmente. Proximalmente, el borde o margen dorsal de cada proceso paraoccipital es marcadamente convexo, en contraste con los bordes rectos presentes en el resto de los terópodos estudiados, con la excepción del abelisáurido *Ekrixinatosaurus* (MUCPV 294). La cara anterior de los

procesos paraoccipitales es lisa y no hay un receso timpánico caudal desarrollado por detrás del receso columelar, como en los tiranosáuridos (e.g. *Tyrannosaurus* (LACM 150167)), y en *Sinraptor* (IVPP 10600). En *Giganotosaurus*, cada proceso paraoccipital presenta en la cara posterior una depresión ventromedial de forma semilunar, cuyo borde dorsal, bien marcado, separa la estructura en dos planos: uno dorsal y otro ventral (Fig. 3.58). Esta depresión se corresponde con la superficie de inserción muscular de aquellos músculos del cuello involucrados en los movimientos laterales de la cabeza en otros terópodos de grandes dimensiones (Snively, 2006).

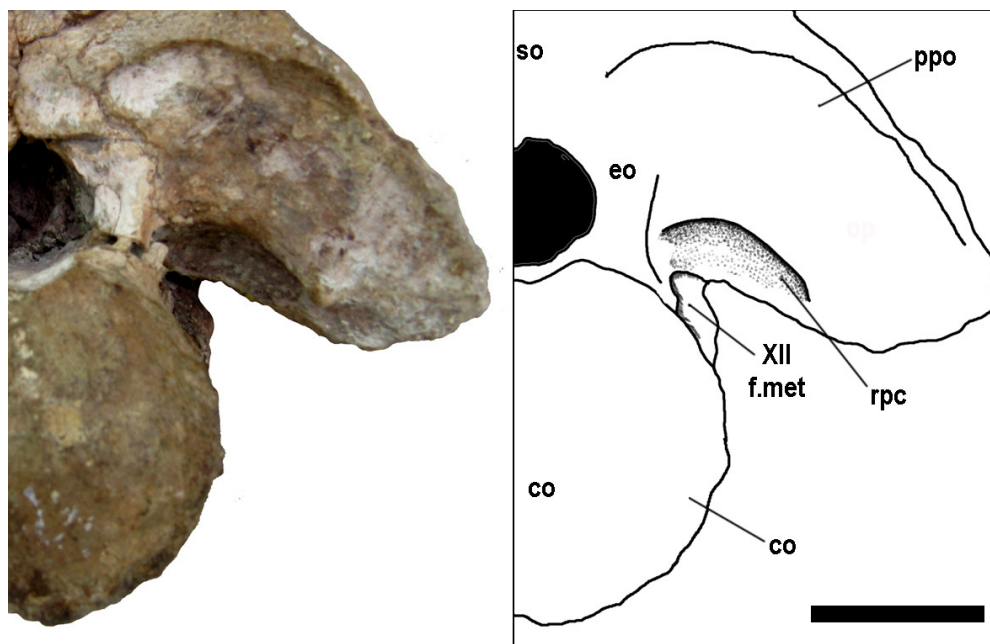


Fig. 3.58. *Giganotosaurus carolinii* (MUCPV-CH 1). Neurocráneo en vista posterior. Detalle del proceso paraoccipital derecho. Escala: 5 cm Abreviaturas en pág. 19.

### Exoccipital-opistótico

A cada lado del cóndilo occipital, un espacio o cavidad elongada queda delimitada entre el cuello del cóndilo occipital, el borde ventral del proceso paraoccipital, la *crista tuberalis* y el tubérculo basal (Figs. 3.58, 3.59). Esta cavidad, si bien no está excavada propiamente dicha en el hueso, recuerda de alguna manera al receso paracondilar, exclusivamente neumático y literalmente excavado en el hueso (e.g. *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073)).

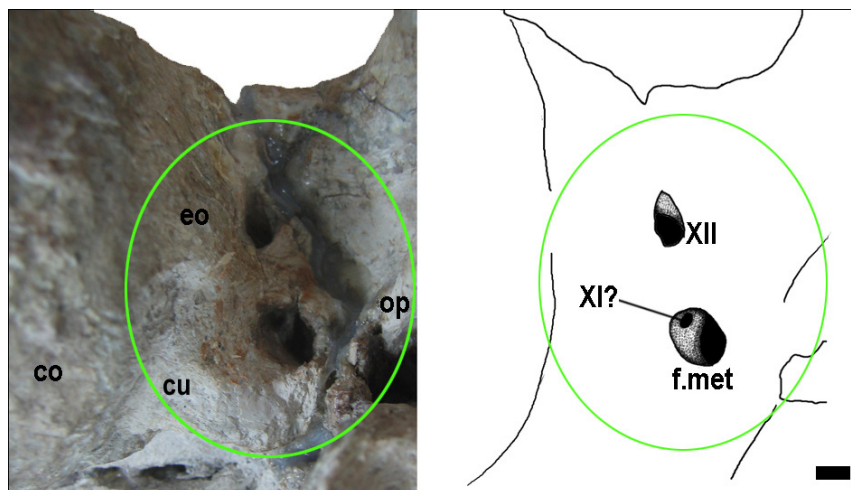


Fig. 3.59. *Giganotosaurus carolinii* (MUCPV-CH 1). Cuello del cóndilo occipital en vista lateral derecha. Detalle del exoccipital y forámenes craneanos. Abreviaturas en pág. 19.

El borde ventral del proceso paraoccipital se encuentra por debajo del nivel del borde dorsal del cóndilo, como en el resto de los terópodos estudiados excepto *Herrerasaurus* (PVSJ 4073). El ancho borde ventral del proceso no es continuo con la *crista tuberalis*, de la cual está separado por una profunda muesca, en el fondo de la cual se encuentra ubicado el pequeño receso columelar (Fig. 3.56). Dorsalmente al receso columelar, el borde ventral del proceso paraoccipital se ensancha formando una repisa que techa y protege el receso, mientras que por debajo de la muesca, la rama ventral del opistótico se proyecta ventralmente y algo posteriormente alcanzando el tubérculo basal (Figs. 3.56, 3.57). El margen anterior de la muesca que delimita el receso columelar, es robusto y convexo como un puente óseo, mientras que el borde posterior es más delgado y laminar, siendo el sector distal de la rama ventral del opistótico que se corresponde con la *crista tuberalis* en otros terópodos. Esta disposición y morfología de la rama ventral del opistótico con respecto al receso columelar, presente en *Giganotosaurus*, no se observa en el resto de los terópodos estudiados. En la mayoría de los terópodos, la rama ventral del opistótico se desarrolla como una cresta por detrás del receso columelar, separando las caras lateral y posterior del neurocráneo, por lo que el receso columelar solo es visible lateralmente. En *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) el receso columelar se observa parcialmente tanto en una vista lateral como en una vista posterior del neurocráneo (Coria y Currie, 2002a). El receso columelar es un foramen circular de unos 8 mm de diámetro, cuya abertura

se orienta posteriormente. No hay un surco columelar marcado sobre el opistótico. En algunos terópodos, como por ejemplo *Syntarsus* (Raath, 1977; fig. 5), la rama ventral del opistótico está muy poco desarrollada ventralmente, y si bien la *crista tuberalis* se posiciona por detrás del receso columelar, permite la observación de este, aunque parcialmente, en vista posterior, a la vez que permite la observación del foramen metótico en vista lateral. En *Giganotosaurus*, por lo tanto, se da una situación intermedia en la cual el receso columelar no se localiza por delante de una *crista tuberalis* bien desarrollada, sino que se ubica sobre el canto de la cresta, en la pared medial de la muesca que interrumpe la continuidad de la rama ventral del opistótico.

Distalmente, la *crista tuberalis* no alcanza el extremo distal de los tubérculos basales. Se trata de una estructura muy robusta que se adelgaza volviéndose más laminar solo por debajo de la muesca en la que abre el receso columelar. Este sector inferior de la *crista tuberalis* es cóncavo hacia atrás, delimitando anteriormente la cavidad “paracondilar” mencionada anteriormente. Distalmente, la *crista tuberalis* forma un sector de la pared posterodorsal del receso neumático a través del cual las carótidas internas ingresan al basicráneo (ver basiesfenoides). Este receso, que sería homólogo al receso timpánico lateral de otros terópodos, queda limitado entre el extremo distal de la *crista tuberalis* y la cresta preótica, que lo recubre anterolateralmente (Fig. 3.61)

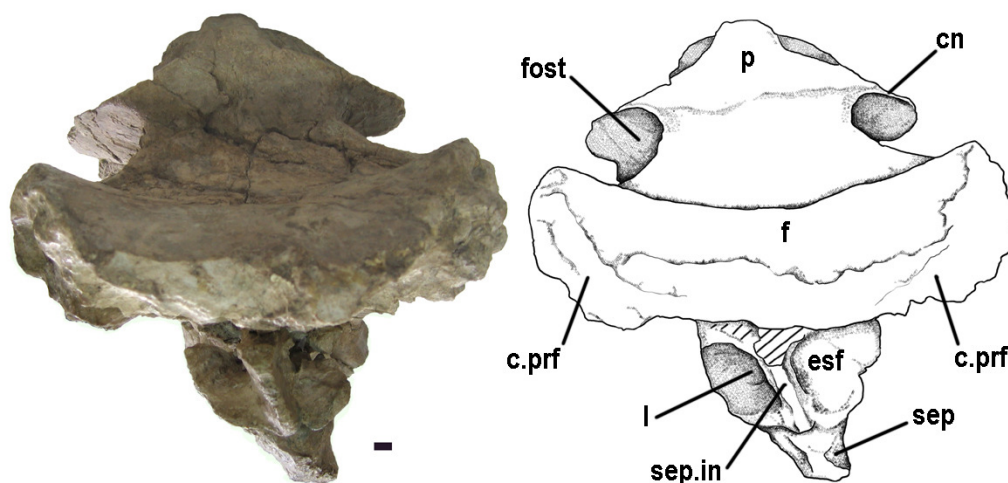


Fig. 3.60. *Giganotosaurus carolinii* (MUCPV-CH 1). Neurocráneo en vista anterior. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.



Lateralmente al cuello del cóndilo occipital abren dos forámenes sobre la superficie del hueso, uno dorsal, que corresponde a un único foramen para las ramas del nervio craneano XII y otro ventral, que corresponde al foramen metótico (Fig. 3.59). El foramen craneano XII es de forma circular, mide 11mm de diámetro, y se ubica en el exoccipital más cerca del cuello del cóndilo y del foramen magno. Endocranealmente, se observan sobre la cara medial del exoccipital dos forámenes. El foramen circular, de mayor diámetro y ubicado cerca del umbral del foramen magno corresponde al foramen craneano interno XII, mientras que el foramen de menor diámetro ubicado por delante de este, casi obliterado y en forma de ojo, corresponde al foramen craneano interno XI. Este último foramen, comunica con un canal que desemboca en un pequeño foramen en la pared posterodorsal del canal del foramen metótico (Fig. 3.59), lo cual significa que si bien los nervios craneanos IX+X y XI abandonan la cavidad endocraneana a través de dos forámenes, salen del neurocráneo a través de un único foramen: el foramen metótico. El molde endocraneano de *Carcharodontosaurus saharicus* (Larsson, 2001), muestra dos ramas para el nervio craneano XII, aunque externamente no se observan dos forámenes en el material (Larsson, com. pers). En dicho molde, se observa además una salida separada del foramen metótico interno para el nervio craneano IX. En *Giganotosaurus*, es el nervio craneano XI el que tiene un foramen interno separado del foramen metótico interno (o *fovea ganglii vagoglosofaryngealis*), ya que se ubica por detrás del mismo y no anteriormente, como es el caso del nervio IX en *Carcharodontosaurus*. No hay casos documentados en terópodos no avianos sobre una rama del nervio XII (la más anterior) que abandone la cavidad endocraneana a través del foramen metótico, si bien esta situación fue señalada por Romer (1968) para los reptiles(?) basales del clado Seymouriamopha. La presencia de otro foramen craneano XII no debe descartarse para *Giganotosaurus* debido a la mala preservación de ese sector del neurocráneo.

Por su parte, el foramen metótico se ubica anteroventralmente al foramen craneano XII, entre el exoccipital y la rama ventral del opistótico. Es circular y mide 13 mm de diámetro. A través del foramen metótico, se observa sobre la pared posterodorsal del canal el pequeño foramen de salida del nervio craneano XI (Fig. 3.59). Como fuera mencionado anteriormente, si bien dicho nervio abandona el neurocráneo a través del foramen metótico como en el resto de los terópodos

estudiados, no abandona la cavidad endocraneana junto con los nervios IX y X, sino que lo hace a través de un pequeño foramen circular ubicado por delante del foramen interno XII y por detrás de la *fovea ganglii glosopharyngealis*.

### **Basioccipital.**

El basioccipital contacta dorsolateralmente con los exoccipitales y anteriormente con el basiesfenoides, si bien en *Giganotosaurus* (MCPV-CH 1) no hay suturas visibles entre estos elementos. El basioccipital forma la mayor parte del cuerpo del cóndilo occipital, mientras que los exoccipitales participan solo dorsolateralmente en la formación del mismo. El cóndilo occipital es dos veces más ancho que el foramen magno y se orienta posteroventralmente, si bien casi alineado con el frontal (Fig. 3.57). No es una estructura esférica, como en otros terópodos de grandes tallas (e.g. Abelisáuridos o tiranosáuridos), sino que en *Giganotosaurus* el cóndilo occipital está deprimido dorsoventralmente y bien desarrollado anteroposteriormente, por lo que tiene forma lenticular en vista lateral (Coria y Currie, 2002a), si bien debido a sus grandes proporciones no se ve lenticular en una vista posterior. Esta morfología del cóndilo occipital no se observa en otros carcharodontosáuridos debido a cuestiones de preservación, ya que el cóndilo occipital no se preserva en los materiales asignados a *Mapusaurus*, *Tyrannotitan* y *Carcharodontosaurus*. Sin embargo, el cóndilo occipital es subesférico en *C. iguidensis* (Brusatte y Sereno, 2007) sugiriendo que el cóndilo en forma de lenteja es una autapomorfia de *Giganotosaurus* (Coria, com. pers.). El cóndilo occipital de *Giganotosaurus* parecería favorecer los movimientos laterales de la cabeza y restringir los movimientos dorsoventrales. Esto concuerda con estudios biomecánicos realizados sobre la musculatura del cuello de *Tyrannosaurus* que hacen hincapié en la diferencia entre los movimientos principalmente dorsoventrales de la cabeza y cuello de este terópodo durante la mordida, y los movimientos que habría sido capaz de realizar *Giganotosaurus* (Snively, 2006; y com. pers.). Dorsalmente el cuello del cóndilo occipital es plano y no presenta un surco longitudinal, como el presente en MCF-PVPH 411, y *Sinraptor* (IVPP 10600). En el borde ventral del cóndilo, el reborde formado por la constricción que marca la separación entre el cuerpo del cóndilo y el cuello es afilado y bien marcado, y presenta una depresión medial semilunar muy poco profunda.

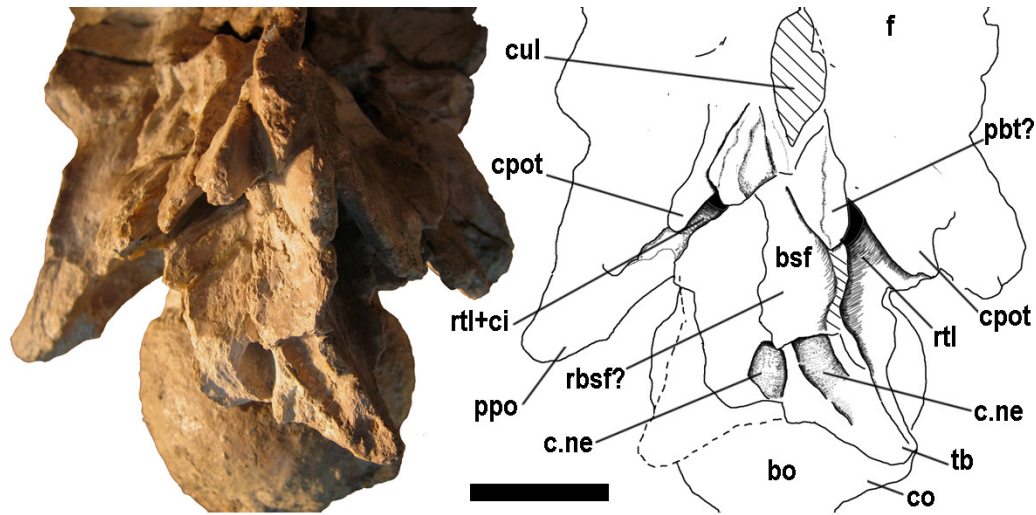


Fig. 3.61. *Giganotosaurus carolinii* (MUCPV-CH 1). Basicráneo en vista ventral. Detalle del recesso basiesfenoidal. Escala: 3 cm. Abreviaturas en pág. 19.

Las tomografías realizadas al neurocráneo de *Giganotosaurus* mostraron que el cuello del cóndilo es neumático, y presenta un par de cavidades neumáticas que se unen entre si ventromedialmente (Coria y Currie, 2002a). En *Carcharodontosaurus* (SGM-Din 1), las tomografías muestran que las cavidades del cuello del cóndilo no están unidas entre si, al menos no distalmente (Fig. 3.62). Si bien no hay suturas visibles entre el basioccipital y el exoccipital, el primero haría una pequeña contribución al margen ventral del foramen magno como lo indican los suaves rebordes en el cuello del cóndilo.

En *Giganotosaurus*, los tubérculos basales se proyectan posteroventralmente desde el cóndilo occipital. Están firmemente fusionados entre sí, excepto distalmente, conformando una única estructura, elongada y de forma cuadrangular en vista posterior (Figs. 3.57 y 3.61). Esta estructura formada por la fusión de los tubérculos, es transversalmente angosta, y se proyecta pronunciadamente hacia atrás, como en *Sinraptor* (IVPP 10600; Currie y Zhao 1993b), pero sin sobrepasar al cóndilo como en este último. En *Giganotosaurus*, los extremos libres distales de los tubérculos divergen marcadamente hacia fuera, como puede verse en el tubérculo del lado izquierdo que se ha preservado completo (fig. 3.61). La distancia estimada entre ambos tubérculos basales es de 62 mm medida distalmente allí donde los tubérculos divergen lateralmente, distancia menor que el ancho del cóndilo y apenas mayor que el

ancho del foramen magno (Fig. 3.57). El extremo distal de ambos tubérculos basales presenta erosión, pero completos probablemente se habrían proyectado por detrás del foramen magno pero no del cóndilo occipital, como en *C. iguidensis* (Brusatte y Sereno, 2007). Distalmente, en la cara anterior de los tubérculos fusionados, hay un par de aberturas neumáticas conectadas a sendos canales longitudinales que corren a lo largo de la estructura (Fig. 3.61). Estas aberturas corresponden a las cavidades neumáticas que Coria y Currie (2002a) reconocen invadiendo el cuello del cóndilo. El basioccipital participa posteriormente en la formación de los tubérculos, pero no se puede asegurar que su participación sea mayor que la del basiesfenoides debido a que no se observa el contacto sutural entre estos elementos. Ventralmente al cóndilo, no se desarrolla un receso subcondilar propiamente dicho, excepto por la cavidad que se genera por la proyección hacia atrás de los tubérculos, delimitada entre dichas estructuras.

### **Basiesfenoides**

Como en todos los terópodos, el basiesfenoides de *Giganotosaurus* es un elemento importante en la formación del piso de la cavidad endocraneana, por delante del basioccipital. A diferencia de *Carcharodontosaurus iguidensis* (Brusatte y Sereno, 2007) donde se desarrolla una eminencia vestibular, el piso de la cavidad endocraneana de *Giganotosaurus* es liso. Posteriormente, el contacto de este elemento con el basioccipital no se observa por fusión. Pequeñas discontinuidades en la superficie lateral del tubérculo basal, podrían estar indicando dicho contacto y de ser así, que el basiesfenoides contribuye solo anteriormente en la formación de esta estructura. En *Carcharodontosaurus saharicus*, los tubérculos basales están conformados íntegramente por el basiesfenoides (Sereno *et al.*, 1996, carácter 44).

Sobre la cara anterior de los tubérculos basales, que en *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) está orientada ventralmente debido a la proyección posteroventral de estos, corren dos canales longitudinales que penetran anterodorsalmente en el interior del basiesfenoides. Estas cavidades, de función neumática, se observan como un par de forámenes circulares, de 12 mm de diámetro, ubicados en un receso triangular en el extremo distal y anterior de los tubérculos basales (Figs. 3.61). Este par de aberturas,

que neumatizan el interior del cuello del cóndilo, se corresponden con el par de aberturas neumáticas excavadas en el receso basiesfenoidal en otros terópodos (e.g. *Piatnitzkysaurus floresi* (PVL 4073), *Sinraptor* (IVPP 10600) y el ejemplar MCF-PVPH 411). En *Carcharodontosaurus saharicus* y *C. iguidensis*, se reconocen también estas cavidades neumáticas tubulares (Brusatte y Sereno, 2007).

Por delante de los tubérculos basales, se desarrolla un receso poco profundo y anteroposteriormente alargado en la cara ventral del basiesfenoides, que mide solo 31 mm de ancho y del cual solo se preserva la pared lateral izquierda (Fig. 3.61). Este receso, que queda comprendido entre los tubérculos basales y el par de canales neumáticos posteriormente, corresponde al receso basiesfenoidal en otros terópodos. En *Carcharodontosaurus saharicus* (SGM-Din 1), las tomografías mostraron un receso basiesfenoidal delgado y profundo, posteroventralmente orientado, que se encuentra en relación con el par de cavidades longitudinales del cóndilo (Fig. 3.62B). La presencia del receso basiesfenoidal bien desarrollado en los carcharodontosáuridos, entre otras cavidades neumáticas del neurocráneo, se confirma en *C. iguidensis*, que presenta el basiesfenoides más completo (Brusatte y Sereno, 2007).

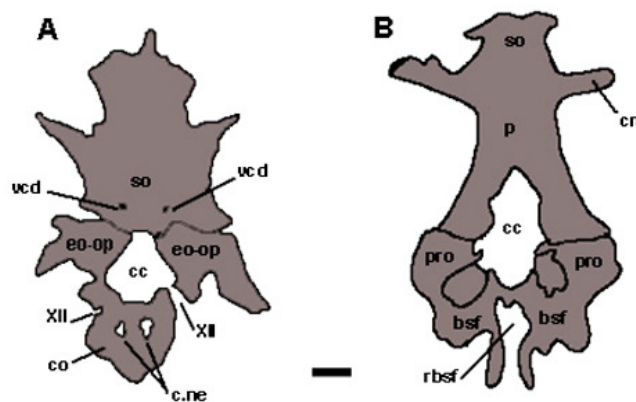


Fig. 3. 62. *Carcharodontosaurus saharicus* (SGM-Din 1). Tomografía, corte coronal del neurocráneo a la nivel del cuello del cóndilo occipital (A) y del receso basiesfenoidal (B). Escala: 1 cm. Abreviaturas. en pág. 19.

Posibles procesos basipterigoideos en *Giganotosaurus* estarían ubicados justo por debajo del extremo distal ventral de la cresta preótica (Fig. 3.63). Se trata de un par de pequeñas estructuras posteroventralmente proyectadas, lateralmente comprimidas y muy cortas. Estas estructuras no se expanden distalmente, siendo la distancia entre ambos procesos extremadamente reducida (31 mm), menor que la distancia entre los tubérculos basales (Fig. 3.61). Una lámina axial se continúa posteriormente desde cada uno de estos procesos (el derecho está roto) delimitando lateralmente la parte preservada del receso basiesfenoidal descrito anteriormente. Ubicada anteromedialmente entre estos dos cortos procesos, se encuentra la base del proceso cultriforme, que no se preservó en el material. El corte transversal de la fractura del proceso cultriforme tiene forma de hoja (Fig. 3.61). En el neurocráneo de *Carcharodontosaurus saharicus* (SGM-Din 1), no es posible identificar los procesos basipterigoideos, si bien el área del basiesfenoides preservada es algo mayor que en *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) y tampoco se preservaron en *C. iguidensis* (Brusatte y Sereno, 2007). En el caso de que las tres especies presentaran un mismo patrón en la disposición y morfología de los procesos basipterigoideos, de la comparación con *Carcharodontosaurus saharicus* y *C. iguidensis* se deduce que el área ventral del basiesfenoides en *Giganotosaurus* está incompleta y que la parte preservada del receso basiesfenoidal corresponde al sector más dorsal y proximal del mismo.

En *Giganotosaurus*, la cresta preótica es una estructura laminar y alar, posteroventralmente proyectada, que se distingue bien en la cara lateral del basicráneo (Figs. 3.56, 3.63). A diferencia de otros terópodos, no se desarrolla ventral o posteroventralmente al foramen craneano V. El desarrollo dorsoventral de la cresta preótica es importante y probablemente esté compuesta principalmente por el basiesfenoides, si bien el proótico podría aportar dorsalmente en su formación. El borde posterodorsal de la cresta se conecta con la rama ventral del opistótico unos 30 mm por debajo del receso columelar, mientras que el borde ventral culmina justo por encima del proceso basipterigoideo, como en otros terópodos. En *Giganotosaurus* la cresta preótica se proyecta posteroventralmente delimitando anteriormente una profunda cavidad neumática de forma oval, que si bien no está excavada lateralmente en el basiesfenoides sino ventrolateralmente, es equivalente al receso timpánico lateral de otros terópodos (Fig. 3.61). En el fondo del receso abre el foramen de la arteria

carótida interna que no se observa en vista lateral. La pared medial de cada receso está formada por una lámina de hueso que nace rostral y medialmente al tubérculo basal del mismo lado, que corre anteriormente hasta alcanzar el proceso basipterigoideo?. Dicha lámina es longitudinalmente corta y se observa completa solo del lado izquierdo. Habría delimitado con su contraparte del lado derecho el receso basiesfenoidal mal preservado mencionado anteriormente. El par de carótidas internas convergen anteriormente, penetrando en la fosa pituitaria tras atravesar posteroventralmente el *dorsum sellae*, aparentemente a través de una única abertura. Ventromedialmente, ambos recesos timpánicos laterales están muy cerca entre sí, separados por una barra laminar de hueso ventromedial.

En *Giganotosaurus*, la fosa pituitaria es una cavidad amplia que se localiza ventralmente al foramen craneano V (Fig. 3.63). El *dorsum sellae* forma una pared vertical que es transversalmente ancha, en la que medialmente se profundiza una cavidad semicircular muy bien definida, la cual probablemente alojaba el cuerpo propiamente dicho de la glándula pituitaria y en la que desembocan las carótidas internas (Fig. 3.64). Laterodorsalmente a dicha cavidad, abren los forámenes de salida del nervio craneano VI, el cual penetra la fosa pituitaria, como en los abelisáuridos. Ubicado dorsalmente al par de forámenes craneanos VI, se encuentra el foramen infundibular, que abre por delante del *dorsum sellae* interrumpiendo la continuidad del piso de la cavidad endocraneana y comunicando dicha cavidad con la fosa pituitaria. Las delgadas paredes laterales y anterior de la cavidad pituitaria no se han preservado o habrían sido cartilaginosas. Solo parte del margen anterior de la fenestra pituitaria anterior se ha preservado.

### **Proótico**

Al igual que en otros terópodos, el proótico de *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) es un elemento importante de la cara lateral del neurocráneo que además esta involucrado, junto con el opistótico y el epiótico, en la formación de la cápsula ótica, la cual encierra el laberinto óseo del oído interno. El proótico contacta anteriormente con el lateroesfenoides, dorsalmente con el parietal (y parte del frontal?), posteriormente con el opistótico y ventralmente con el basiesfenoides. Si bien no hay

suturas visibles entre estos elementos, los contactos fueron inferidos a partir de otros datos anatómicos como son la relación topográfica entre determinadas estructuras y la identificación de elementos a partir de los forámenes craneanos que los atraviesan.

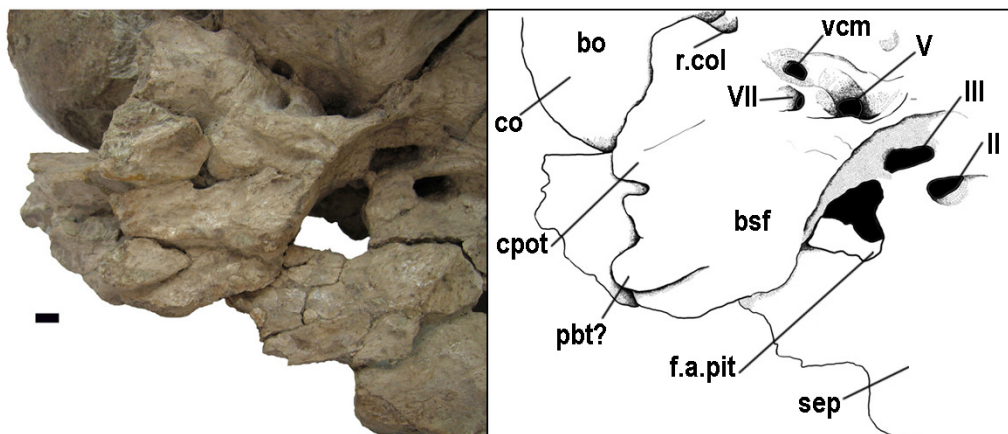


Fig. 3.63. *Giganotosaurus carolinii* (MUCPV-CH 1). Proótico derecho en vista anterolateral, detalle forámenes craneanos V y VII. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

Anteriormente, el contacto del proótico con el lateroesfenoides se infiere a partir de la ubicación del foramen del nervio craneano V, cuyos márgenes están conformados por ambos elementos en la mayoría de los terópodos. En el caso de *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), el lateroesfenoides parece haber quedado relegado en la formación del foramen, pero de hacerlo, probablemente participa haciendo una contribución mínima sobre el margen anterior (ver lateroesfenoides). El foramen craneano V es de forma semicircular (Figs. 3.56, 3.63). Si bien el área circundante está algo erosionada, no se observan indicios de que hubiera un foramen separado para la rama oftálmica del Trigémino. El foramen craneano V está ubicado en un nivel por debajo de la cresta nugal y de la unión supraoccipital-parietal (Coria y Currie 2002a). El foramen del nervio craneano VII está totalmente incluido en el proótico (Fig. 3.63). Es un foramen pequeño, ubicado inmediatamente por detrás del foramen craneano V. Si bien tanto el nervio craneano V como el VII abren en un receso de forma oval de bordes poco netos, solamente el primero se ubica profundamente en dicho receso. Ambos forámenes se observan perfectamente en vista lateral.



El contacto proótico-opistótico se infiere a partir del receso o foramen ótico externo, que en todos los terópodos estudiados queda delimitado anteriormente por el primero y posteriormente por el segundo. Como se indicara anteriormente, el receso columelar, que en otros terópodos se encuentra por delante de la rama ventral del opistótico en vista lateral, en *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) está ubicada en una escotadura del canto o margen de dicha cresta, que en este punto es de considerable espesor. Se reconocen entonces dos paredes laminares verticales delimitando el receso columelar. La pared anterior está mas desarrollada lateralmente que la pared posterior, ocultando parcialmente la abertura en una vista lateral (Fig. 3.56). Dos cuestiones surgen de esta morfología. Una es que a diferencia de otros terópodos, el foramen ótico externo se observa plenamente solo en una vista oblicua ventro-lateral, mientras que es solo parcialmente visible en vistas lateral y posterior. La otra es que en el caso de *Giganotosaurus*, el espesor inusual que presenta la cresta de la rama ventral del opistótico puede deberse a la participación del proótico, el cual estaría conformando la pared más laminar que cierra anteriormente el receso columelar. Si esto es así, la parte que corresponde a la rama ventral del opistótico propiamente dicha, es la pared que cierra posteriormente el receso columelar, la cual se continúa ventralmente sin modificaciones como la *crista tuberalis*. Ventralmente el proótico contacta ampliamente con el basiesfenoides, por debajo del reborde del receso en el que abren los forámenes craneanos V y VII, mientras que dorsalmente contacta con el parietal y probablemente parte del frontal, si bien no hay suturas visibles entre estos elementos (Fig. 3.56).

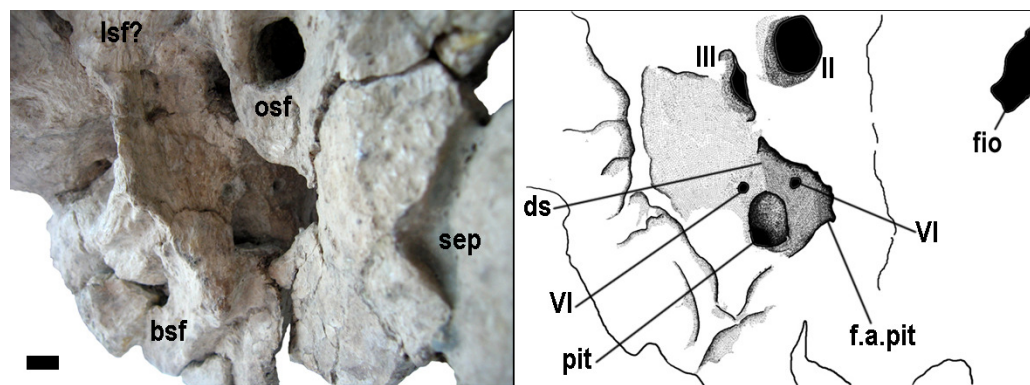


Fig. 3.64. *Giganotosaurus carolinii* (MUCPV-CH 1). Basiesfenoides en vista anterior. Detalle de fosa pituitaria y forámenes craneanos VI. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

### **Lateroesfenoides**

El lateroesfenoides conforma gran parte de la pared lateral del neurocráneo. Contacta anteroventralmente con el orbitoesfenoides, dorsalmente con el frontal y posteriormente con el proótico, mientras que posteroventralmente es posible que contacte con el basiesfenoides. Las suturas entre el laterosfenoides y estos elementos se han perdido por fusión y no son visibles en el ejemplar. El contacto más nítido es con el frontal.

El proceso postorbital del lateroesfenoides es una proyección transversal, dorsoventralmente deprimida y adosada ventralmente al frontal (Fig. 3.65), como en *Sinraptor* (IVPP 10600), si bien los contactos suturales en *Giganotosaurus* son menos claros y la cara ventral del proceso postorbital del laterosfenoides no es tan plana. El proceso postorbital del lateroesfenoides no se proyecta lateralmente sobrepasando el margen lateral del frontal, a diferencia de lo que ocurre en *Sinraptor*. La cavidad orbitaria está nítidamente marcada posteriormente en el proceso. La base del proceso postorbital es lisa y no hay un foramen ciego o marcas del contacto con el hueso epipterigoides, como sí ocurre en el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411. Por delante del borde anterior del proceso postorbital del laterosfenoides corre mediolateralmente un canal suavemente marcado en el frontal que termina en un foramen que irriga el tracto olfatorio, como fuera indicado por Coria y Currie (2002a), y corroborado en el molde endocraneano del ejemplar (Paulina Carabajal y Canale, 2007).

El contacto lateroesfenoides-orbitoesfenoides no es una sutura visible y se infiere a partir de la ubicación de los forámenes craneanos III y IV. Si bien el foramen craneano III se identifica en ambas caras del neurocráneo, ninguno presenta márgenes completos, estando confundido en una única abertura por ruptura del lado derecho (Fig. 3.56). Se trata de un foramen de mediano tamaño, que se ubica posterodorsalmente al foramen craneano II. El foramen craneano IV por otra parte, es un foramen de pequeño tamaño, ubicado anterior y dorsalmente al foramen craneano II. Si bien generalmente en los terópodos el orbitoesfenoides se ubica por delante e incluso anteroventralmente al lateroesfenoides, en *Giganotosaurus* el orbitoesfenoides se ubica ventromedialmente al lateroesfenoides, como lo indican los forámenes craneanos. El lateroesfenoides estaría contactando anteriormente directamente con el

complejo etmoidal osificado, situación que no se observa en ninguno de los otros terópodos estudiados. Un pequeño foramen ubicado dorsal y lateralmente a los forámenes craneanos II y IV, muy cerca de la base del proceso postorbital del lateroesfenoides, corresponde a un elemento vascular, y se trata probablemente del foramen de la vena cerebral medial, también presente en *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y *Carnotaurus* (MACN-CH 894) (Fig. 3.56). Posteriormente el lateroesfenoides posiblemente conforma un segmento anterodorsal del margen del foramen craneano V.

### **Orbitoesfenoides**

En *Giganotosaurus*, no hay suturas visibles entre el orbitoesfenoides y los elementos circundantes y todos los contactos son inferidos. Contrariamente a lo que se observa en el resto de los terópodos estudiados, el orbitoesfenoides no parece contactar dorsalmente con el frontal ya que está desplazado ventralmente y medialmente por el lateroesfenoides, como se deduce de la posición de los forámenes craneanos II-IV. Cada orbitoesfenoides contacta ventromedialmente con su contraparte y con el septo interorbitario osificado, y anteriormente con parte del complejo etmoidal osificado. Anteriormente, el orbitoesfenoides contacta con el/los elementos del complejo etmoidal que cierran la cavidad del tracto olfatorio, probablemente el esfenetmoides, pero no participa en la formación del piso y paredes laterales de la abertura a través de la cual el tracto olfatorio abandona la cavidad cerebral ya que los márgenes laterales de dicha abertura estarían formados por ambos lateroesfenoides. El foramen craneano II está incluido en el orbitoesfenoides y es una abertura de forma circular que no confluye con el foramen del lado opuesto (Fig. 3.56 y 3.64). El foramen II es de forma circular y mide unos 16 mm de diámetro. Este foramen abre justo por delante del foramen craneano III y dorsalmente a la “ventana interorbitaria” (Fig. 3.64). En *Giganotosaurus*, la relación entre la posición de este foramen con respecto al margen anterior del proceso postorbital del lateroesfenoides es particular, quedando el margen anterior de este último ubicado por delante del foramen craneano II (Figs. 3.56, 3.65). Esta situación está relacionada probablemente con la expansión anterior del lateroesfenoides y la rotación del orbitoesfenoides a una posición más ventral que en otros terópodos, como se mencionara anteriormente.

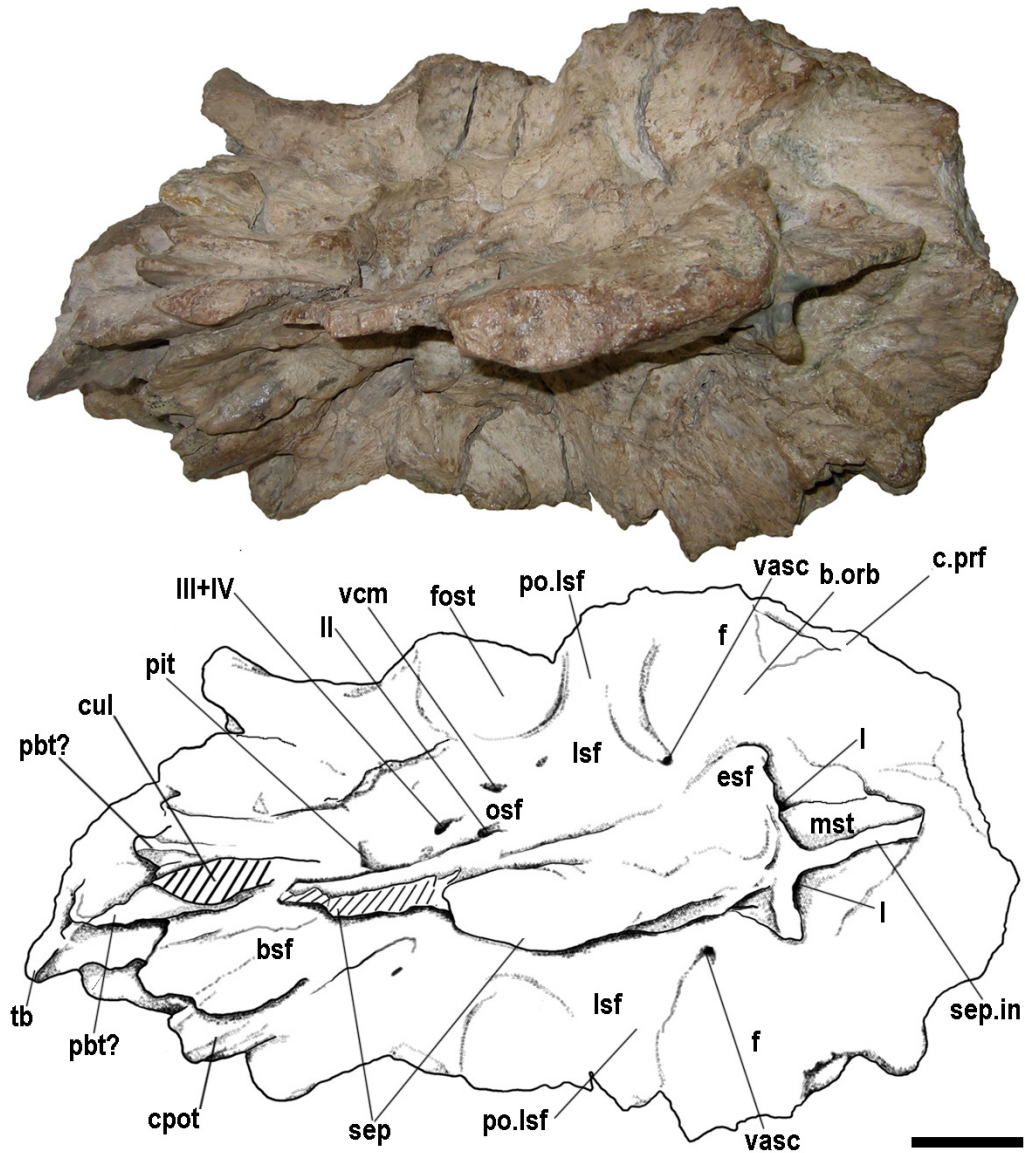


Fig. 3.65. *Giganotosaurus carolinii* (MUCPV-CH 1). Neurocráneo en vista ventral. Escala: 5 cm. Abreviaturas en pág. 19.

**Septo interorbitario osificado.** El septo interorbitario permanece en estado cartilaginoso en la mayoría de los terópodos y generalmente no se preserva osificado, excepto en carcharodontosáuridos y neoceratosaurios. El septo interorbitario de *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) tiene un espesor promedio de 8,5 mm, por lo que no es precisamente una estructura laminar delicada. A diferencia del septo delgado y laminar de espesor constante presente en *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y *Carnotaurus* (MACN-CH 894), el septo de *Giganotosaurus* presenta anteroventralmente un

engrosamiento macizo, de forma ovoidal en vista lateral, que abarca desde el piso del esfenetmoides anteriormente hasta el nivel del proceso postorbital del lateroesfenoides posteriormente (Fig. 3.56). Este engrosamiento del septo interorbitario alcanza los 38 mm de espesor en el punto más ancho (Fig. 3.65). El septo interorbitario porta de cada lado un reborde que corre posteroventralmente, en diagonal. Dorsalmente al engrosamiento del septo interorbitario y por detrás del esfenetmoides, queda delimitada una depresión oval en la cara lateral del neurocráneo, cerrada dorsalmente por el frontal y posteriormente por la cresta vertical que determina la pared posterior de la fosa pituitaria (Fig. 3.56). Se trata de una depresión de forma subcircular que abarca el septo interorbitario y la parte ventral del esfenetmoides, la cual probablemente alojaba o estaba en relación con algún seno neumático.

**Complejo etmoidal (esfenetmoides + mesetmoides).** En *Giganotosaurus*, las cavidades del tracto olfatorio y de los bulbos olfatorios están cerradas por elementos osificados. Si bien se reconocen anteriormente el esfenetmoides y el mesetmoides, formado el septo internasal, la ausencia de suturas no permite reconocer la presencia de otro elemento etmoidal entre el esfenetmoides y el orbitosfenoides/laterosfenoides, como es el septoesfenoides en *Acrocanthosaurus* (Langston y Welles, s/publ.). En otros terópodos se ha encontrado un espacio longitudinalmente corto sin osificar entre dichos elementos (e.g. MCF-PVPH-411; *Sinraptor* IVPP 10600), mientras que en los tiranosáuridos (e.g. *Daspletosaurus*, TMP 201.36.01; *Tyrannosaurus*, BHI 3033; *Gorgosaurus*, ICM 2001.891) el esfenetmoides toma contacto directamente con el orbitoesfenoides, aunque en estos casos los tractos olfatorios son relativamente cortos. En *Giganotosaurus* el tracto olfatorio abandona la cavidad endocraneana a través de una abertura delimitada entre el frontal y posiblemente el lateroesfenoides. La cavidad del tracto olfatorio es un canal de 60 mm de largo hasta el punto donde comienza el septo internasal, formado por el mesetmoides (Ali *et al.*, 2008). El esfenetmoides está fusionado al frontal dorsalmente y con el septo interorbitario ventromedialmente. Las suturas entre este elemento y el orbitoesfenoides no se distinguen y probablemente, en parte debido a la distancia que hay entre el nervio II y las aberturas del I, haya otro elemento conformando la parte medial o intermedia del tracto olfatorio. El esfenetmoides está firmemente fusionado al mesetmoides, que forma el septo medial

que separa las cavidades ocupadas por los dos bulbos olfatorios. Como en *Carcharodontosaurus saharicus* (SGM-Din 1), *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y algunos tiranosáuridos (e.g. LACM 150167, Smith, *et al.*, 2008), el esfenetmoides forma al menos anteriormente un anillo que se adosa ventralmente al frontal, elemento que de esta manera queda excluido del techo del conducto y de la cavidad de los bulbos olfatorios (Fig. 3.57). En otros terópodos como el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 y *Sinraptor* (IVPP 10600), el esfenetmoides tiene forma de U, y es el frontal el que cierra dorsalmente la cavidad. El septo medial internasal (mesetmoides) se proyecta anteriormente por delante del esfenetmoides, adosado ventralmente al frontal. El septo internasal presenta en ambas caras una protuberancia una serie de surcos longitudinales que corren anteroposteriormente, y parecen “separar” cada tracto en un sector dorsal y otro ventral. Este septo internasal tiene una longitud de 60 mm sobre la línea interfrontal. El tracto olfatorio de *Giganotosaurus* está irrigado a través de dos pares de forámenes correspondientes a elementos vasculares. Un par se ubica lateralmente a la cavidad del tracto, justo por delante del borde anterior del proceso postorbital del laterosfenoides y en continuidad con un surco marcado ventralmente en el frontal (Fig. 3.56), mientras que el otro par, menos claramente visible, abre posteriormente en la cavidad de cada uno de los bulbos olfatorios, como fuera corroborado en el molde endocraneano del ejemplar (Paulina Carabajal y Canale, 2007). El borde ventral del esfenetmoides es transversal, y se vuelve convexo lateralmente, dándole forma de T en vista ventral y anterior (Figs. 3.60 y 3.65).

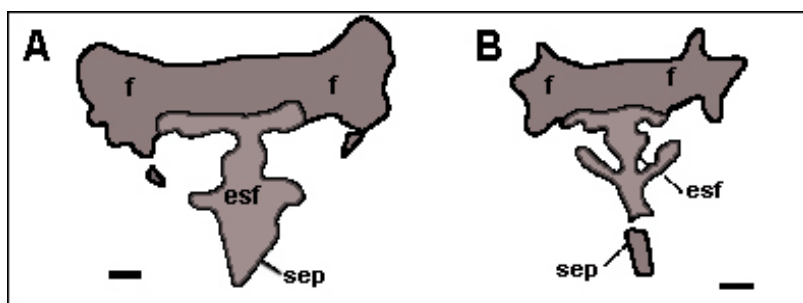


Fig. 3.66. *Giganotosaurus carolinii* (MUCPV-CH 1) (A) y *Carcharodontosaurus saharicus* (SGM-Din 1) (B). Tomografía, corte coronal del neurocráneo al nivel del bulbo olfatorio. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

#### 4.2.6. *Carnotaurus sastrei* Bonaparte, 1985



Fig. 3.67. *Carnotaurus sastrei* (MACN-CH 894). Cráneo en vista lateral izquierda. Escala: 10 cm.

#### **Paleontología Sistemática**

THEROPODA Marsh, 1881

ABELISAUROIDEA Novas, 1989

ABELISAUROIDEA Bonaparte y Novas, 1985

CARNOTAURINAE Sereno, 1998

CARNOTAURINI Coria, Chiappe y Dingus, 2002

*Carnotaurus* Bonaparte, 1985

*Carnotaurus sastrei* Bonaparte, 1985

(Figs. 3.67-3.75)

**Material:** MACN-CH 894. El material estudiado corresponde al neurocráneo del ejemplar holotipo, que se encuentra articulado con el resto de los elementos craneanos. Se trata de un neurocráneo completo, en excelente estado de preservación.



**Localidad y Horizonte:** Estancia Pocho Sastre, cerca de Bajada Moreno, Departamento de Telsen, Provincia de Chubut (Bonaparte 1985; Bonaparte *et al.*, 1990). Formación La Colonia, (Campaniano-Maastrichtiano), Cretácico Superior.

### **Descripción**

El cráneo de *Carnotaurus* (MACN-CH 894), se preserva completo, con sus elementos articulados en posición anatómica (Fig. 3.67). Tiene una longitud aproximada de 60 cm, medida sobre la cara lateral, desde el extremo más anterior del premaxilar hasta el extremo distal del proceso paraoccipital. La calidad de preservación del material fósil es muy buena, permitiendo la conservación de estructuras delicadas y laminares del neurocráneo, así como también la totalidad de los forámenes nerviosos y vasculares que lo atraviesan. Como el neurocráneo se preserva articulado al resto de los elementos del cráneo, algunos de estos impiden la observación directa de ciertos sectores. La cara ventral del basicráneo es accesible solo parcialmente debido al montaje del material. Hay relleno sedimentario en algunas cavidades (e.g. cavidad endocraneana, receso basiesfenoidal, receso timpánico lateral), y en la mayoría de los forámenes nerviosos y vasculares. Los contactos suturales entre los elementos óseos que conforman el neurocráneo de *Carnotaurus* se han perdido debido al grado de fusión alcanzado entre los mismos, indicando que el ejemplar representa un individuo adulto.

### **Parietales**

Los parietales contactan posteriormente con el supraoccipital, posterolateralmente con los opistóticos, anteriormente con los frontales y ventralmente con el proótico y posiblemente parte del lateroesfenoides. Los parietales están completamente fusionados entre si por lo que no hay una sutura interparietal visible. Constituyen de esta manera un elemento que parece impar en el techo craneano, cuya superficie dorsal está ampliamente afectada por el desarrollo de las fosas supratemporales, excepto posteromedialmente donde se desarrolla el proceso posterodorsal del parietal.



El proceso dorsomedial del parietal es una proyección medial formada por ambos parietales, por detrás de las fosas supratemporales. Este proceso es de forma romboidal en vista dorsal y su superficie está finamente ornamentada, como en *Abelisaurus* (MPCA 11.098), *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) (Fig. 3.68). El proceso dorsomedial del parietal se encuentra en un nivel por encima del resto del techo craneano, siendo la diferencia de altura con respecto al frontal de unos 50 mm. Esta diferencia de altura está exagerada debido a la distorsión que presenta el sector occipital del cráneo de *Carnotaurus*, y habría sido al menos 20 mm menor, similar a la observada en el techo craneano de *Abelisaurus*. En *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236) y en *Ekrixinatosaurus* (MUCPV 294), la diferencia de nivel entre el frontal y el proceso dorsomedial del parietal es menor, y el cambio de altura mucho más gradual. Posteriormente el proceso dorsomedial del parietal emite una proyección medial en forma de lengua que se apoya sobre el supraoccipital, como en otros abelisáuridos y en los carcharodontosáuridos (Fig. 3.68 y 3.71). Este contacto entre la proyección del parietal y el supraoccipital es menos claro que en *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007).

En los parietales, la barra sagital se proyecta posterodorsalmente acompañando al proceso dorsomedial del parietal. En ese sector, la barra sagital es sumamente delgada, debido a la proximidad de las fosas supratemporales entre si. Esta disposición de la región temporal es similar a la que se observa en *Abelisaurus*, mientras que en *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236) tanto como en *Ekrixinatosaurus* (MUCPV 294), las fosas supratemporales no se acercan tanto a la línea media, estando separadas por una barra sagital de aproximadamente 10 mm de ancho.

Inmediatamente por delante del proceso dorsomedial del parietal, el parietal conforma el sector más interno o medial de la pared posterior de ambas fosas supratemporales. El margen posterior de la fosa supratemporal es recto y transversal al eje axial, como en otros abelisáuridos (Fig. 3.68). Esta pared transversal y vertical es continua con la cresta nugal. El eje mayor de la fenestra supratemporal es el anteroposterior. Es una fenestra supratemporal relativamente corta comparada con la fosa supratemporal de *Rajasaurus* (Wilson *et al.*, 2003).

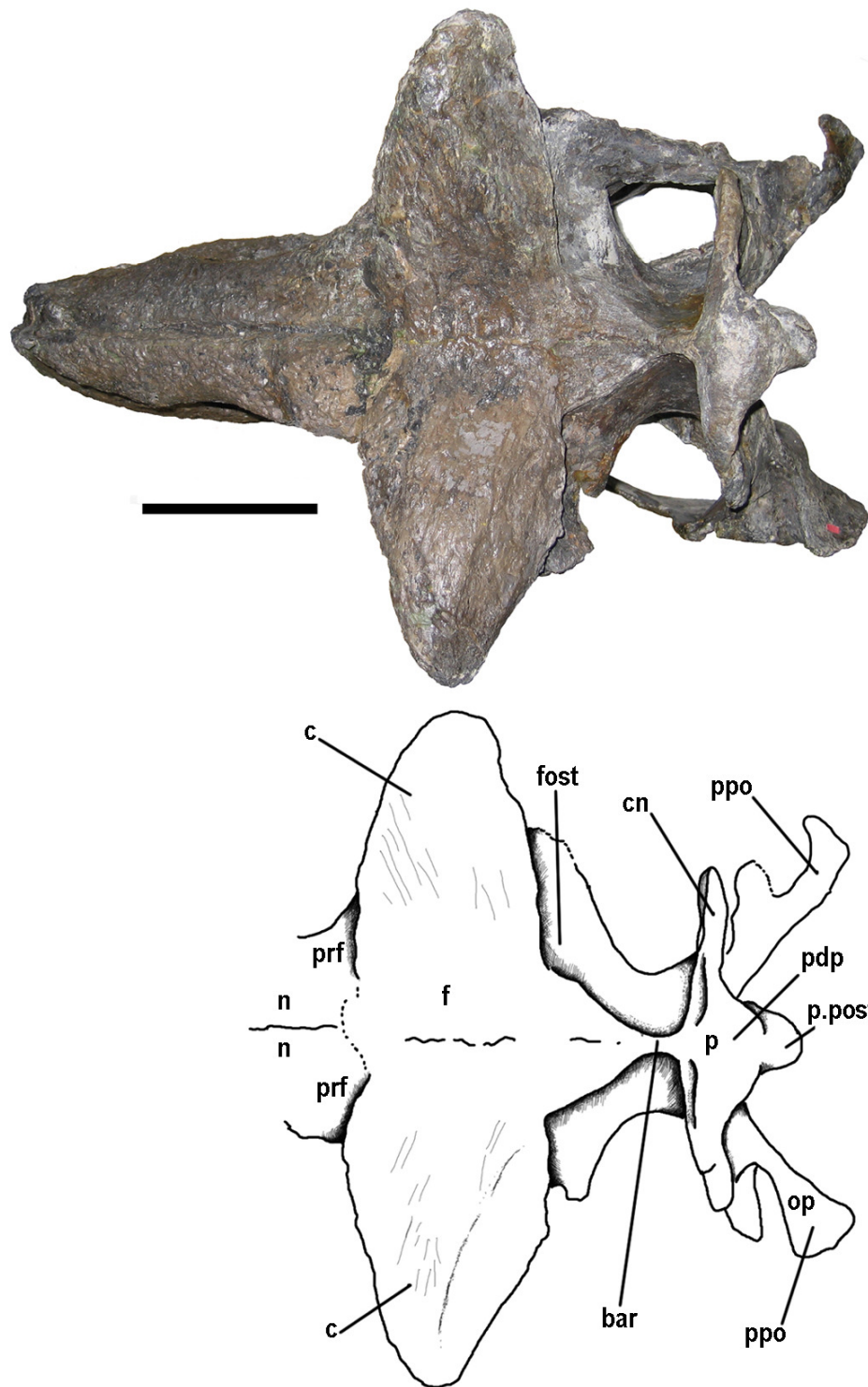


Fig. 3.68. *Carnotaurus sastrei* (MACN-CH 894). Cráneo en vista dorsal. Escala: 10 cm. Abreviaturas en pág. 19.

La cresta nugal de *Carnotaurus* está bien desarrollada. Es una estructura delgada y vertical, perpendicular al techo del cráneo, por lo que en vista dorsal se ve como una recta transversal al eje axial (Fig. 3.68). En vista posterior la cresta nugal es una placa de bordes redondeados, en forma de abanico, cuyo desarrollo dorsoventral es de más de tres veces la altura del foramen magno (Fig. 3.71). Es una cresta nugal alta, que sobrepasa el nivel del techo craneano en la región interorbitaria (esto sin tener en cuenta los “cuernos” del frontal). En la cara posterior de la cresta nugal se observan a ambos lados de la cresta o prominencia supraoccipital, dos amplias depresiones de forma oval, suavemente marcadas en el hueso. Estas marcas, se relacionan con la presencia de paquetes musculares y tejidos blandos (tendinosos, grasos o vasculares) que los acompañan, pero probablemente no con las inserciones musculares. En los tiranosáuridos, algunos de los músculos implicados en los movimientos de dorsiflexión de la cabeza encuentran una superficie de inserción sobre los márgenes posterodorsales de la cresta nugal (Snively, 2006), y posiblemente este sea el caso para *Carnotaurus*, donde la cresta nugal presenta un reborde engrosado de unos 20 mm (Fig. 3.71). El ala posterolateral del parietal, que nace en la base de la cresta nugal, se apoya dorsalmente sobre cada el proceso paraoccipital de su mismo lado, al que está fuertemente fusionado. Estas proyecciones posterolaterales del parietal son largas y bajas, y se diferencian claramente del resto de la cresta nugal (Fig. 3.71). Posteriormente el parietal contacta con el supraoccipital, que acompaña el desarrollo dorsal de la cresta nugal y no llega hasta el extremo distal de la misma debido al proceso posteromedial del parietal que lo recubre (Fig. 3.71).

### **Frontales**

Los frontales contactan posteriormente con los parietales, lateralmente con el postorbital y lagrimal, anterolateralmente con el prefrontal, anteriormente con los nasales y ventralmente con lateroesfenoides, orbitoesfenoides y esfenetmoides.

Los frontales de *Carnotarus* son elementos axialmente largos en forma individual. Sin embargo, en vista dorsal el par de frontales constituye un techo craneano de forma más bien cuadrangular, siendo aproximadamente tan largos como

el ancho interorbital, similar a lo que se observa en los otros abelisáuridos estudiados (Fig. 3.68, Tabla 2.3). El rasgo mas llamativo que presenta cada frontal, es una prominente proyección dorsolateral en forma de cuerno sobre el margen de la órbita (Fig. 3.69). Exceptuando estas proyecciones en forma de cuerno, el sector del techo craneano conformado por los frontales es en términos generales dorsalmente plano.

Al menos superficialmente ambos frontales están fusionados entre si, de manera que la sutura interfrontal no es visible. Sin embargo, el contacto entre ambos elementos es claramente discernible a lo largo de la línea media. La ausencia de una sutura interfrontal visible no indica necesariamente que los elementos están fusionados, como ocurre en los abelisáuridos *Majungasaurus crenatissimus* (Sampson y Witmer, 2007) y en *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH 236), en los cuales si bien el contacto sutural interfrontal se pierde superficialmente, debido en parte a la presencia de ornamentación, los frontales no están completamente fusionados entre si.

La superficie dorsal del frontal de *Carnotaurus* esta sumamente ornamentada presentando una marcada rugosidad que es típica de los abelisáuridos más derivados (Sampson y Witmer, 2007). La rugosidad del hueso es resultado de una densa acumulación de gránulos de forma irregular separados por una red de finos canales, la que sin embargo está menos marcada que en los frontales de *Abelisaurus comahuensis* (MPCA 11.098) y *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH 236), en los cuales hay surcos y protuberancias mejor definidos. Como se indicara anteriormente, la característica más llamativa que presentan los frontales de *Carnotaurus sastrei* son las dos proyecciones laterodorsales en forma de cuerno, una en cada frontal, ubicadas en el sector orbitario, y que representan un carácter propio de la especie. Si bien, los frontales de otros abelisáuridos como *Abelisaurus* y *Aucasaurus* presentan un par de “domos” en la región orbitaria, o incluso una importante protuberancia medial formada por ambos frontales como en el caso de *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), no hay otro terópodo que presente estructuras similares. El “cuerno” del frontal de *Carnotaurus* es una estructura de forma básicamente cónica pero algo comprimida dorsoventralmente, cuya base mide 110 mm de diámetro medidos anteroposteriormente y 75 mm de diámetro medidos dorsoventralmente (Fig. 3.69).

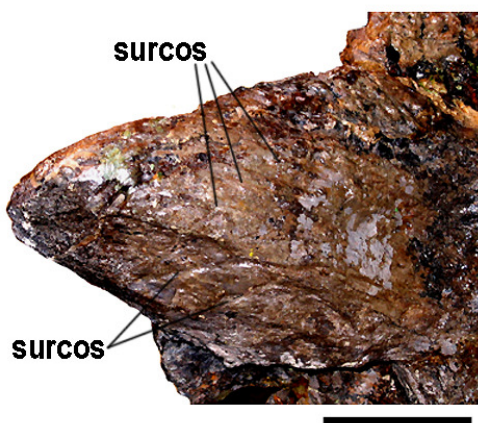


Fig. 3.69. *Carnotaurus sastrei* (MACN-CH 894). Detalle del 'cuerno' del frontal izquierdo en vista dorsal. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

Cada “cuerno” mide aproximadamente 146 mm de largo y su base comienza a proyectarse dorsolateralmente prácticamente desde la línea media en el techo craneano. La superficie del “cuerno” también está ornamentada, presentando dorsalmente una serie de surcos longitudinales, más o menos paralelos, inclinados anteroventralmente. Estos surcos bien podrían ser impresiones dejadas por los elementos de vascularización del epitelio. Un suave reborde longitudinal, levemente cóncavo hacia atrás, que comienza en la base del cuerno pero que no alcanza el extremo distal, recorre la superficie dorsal de la estructura separando dos planos igualmente ornamentados, uno de los cuales se orienta posteroventralmente (Fig. 3.69). Por delante del reborde la superficie del hueso es convexa, mientras que el sector posterior es de superficie plana y está algo posteroventralmente orientado, aparentemente en continuidad con la cavidad de la fosa supratemporal. No hay fracturas importantes en ninguno de los “cuernos” que permitan determinar si se trata de estructuras macizas o con cavidades neumáticas internas. El tamaño que presentan los cuernos es importante en relación al área que ocupan en el techo craneano, lo que lleva a pensar que probablemente presentarían algún mecanismo para aligerar el peso de los mismos, como podría ser la presencia de cavidades neumáticas internas. En *Majungasaurus*, las tomografías mostraron que la protuberancia medial formada por ambos frontales es neumática, básicamente hueca (Sampson y Witmer, 2007). Para *Carnotaurus* se acepta generalmente que el origen de la proyección en forma de cuerno se da solamente en el frontal, mientras que en *Rajasaurus*, abelisáurido de la

India, la prominencia medial esta formada principalmente por los frontales pero participa en su formación además el nasal (Wilson *et al.*, 2003). En *Carnotaurus*, si bien no hay suturas visibles sobre el “cuerno” entre el frontal con otros elementos como el prefrontal o el lagrimal, ni tampoco hay indicios de que hubiera alguna neoformación que podría estar participando en la construcción del mismo, las proporciones y la ubicación topográfica de todos los elementos de la región orbitaria del cráneo indican que el “cuerno” está compuesto solamente por el frontal. Sereno *et al.* (2004) proponen que la presencia de estructuras como cuerno o domos en los frontales de los abelisáuridos es un estado derivado, presente en los taxones del Cretácico Tardío, y esto seria cierto para *Abelisaurus*, *Carnotaurus*, y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), con la excepción, de *Aucasaurus*, cuyos frontales presentan “domos” en la región orbitaria extremadamente reducidos, aunque si posee un techo craneano relativamente robusto, engrosado y ornamentado como los primeros. Para arrojar algo de luz sobre el origen y función de los llamados “cuernos” en *Carnotaurus sastrei*, un número mayor de individuos de esta especie debería ser registrado para obtener datos que provean información acerca de la variación individual, diferenciación sexual, u ontogenia de este taxón.

Como en otros abelisáuridos, el frontal de *Carnotaurus* queda prácticamente excluido de la formación del margen dorsal de la órbita debido a la proximidad entre los huesos lagrimal y postorbital. Sin embargo, el frontal tiene una participación importante en la formación del techo de la bóveda orbitaria. La parte orbitaria del frontal mide transversalmente 73 mm de ancho, desde el contacto entre el frontal y la pared lateral del neurocráneo hasta el margen de la órbita (en el contacto postorbital-lagrimal), lo cual es casi dos veces el ancho (estimado) de la cavidad endocraneana en ese sector. El ancho de la cavidad endocraneana en el área interorbitaria, calculada a partir de la diferencia entre el ancho transversal dorsal de cada frontal individual medido dorsalmente desde la línea media (93 mm) y el ancho transversal del sector orbitario (73 mm), es de unos 20 mm. Como se desconoce el espesor del lateroesfenoides en el contacto con el frontal, el ancho de la cavidad endocraneana en el sector interorbitario del neurocráneo es probablemente bastante menor a 40 mm.

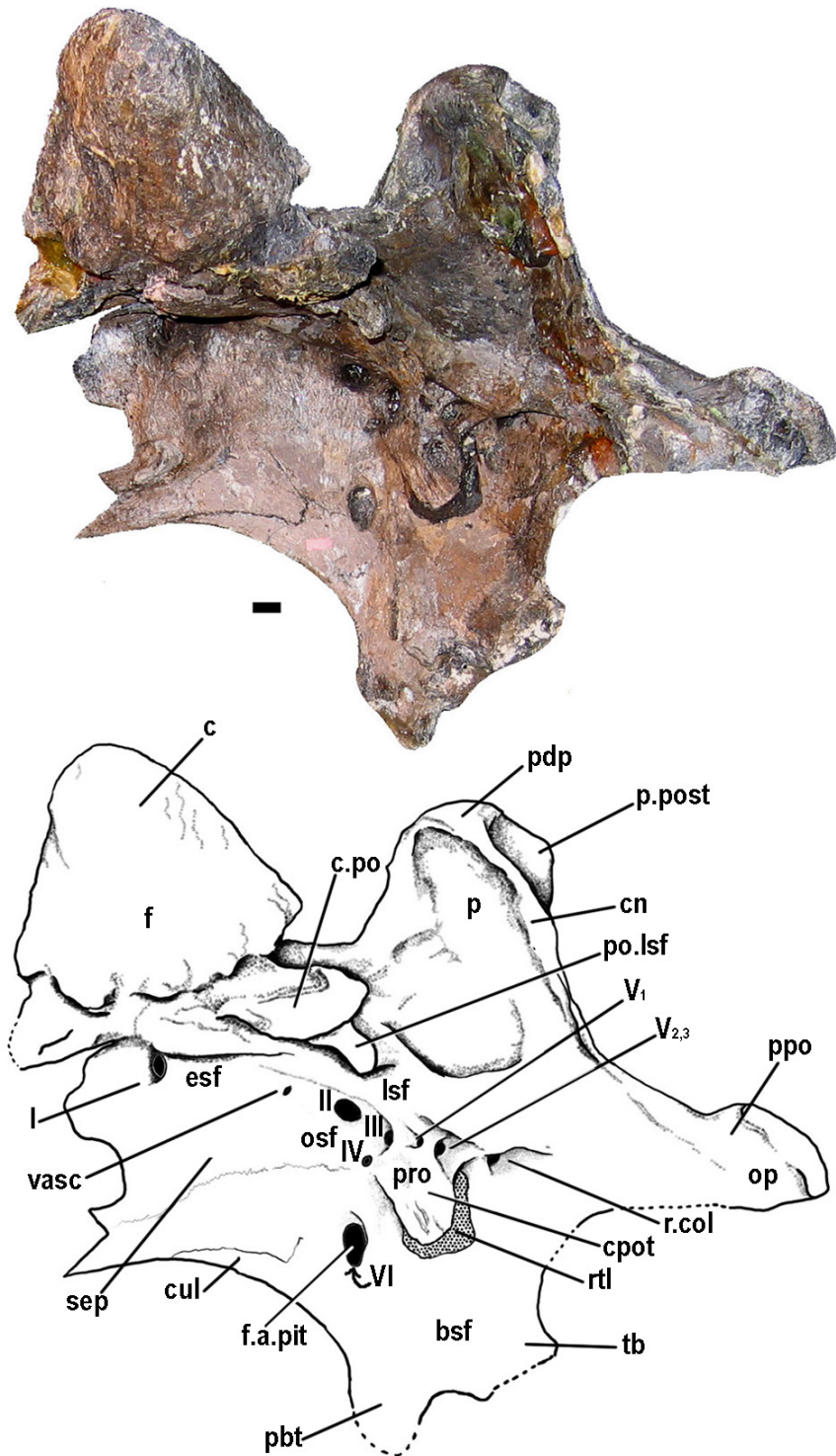


Fig. 3.70. *Carnotaurus sastrei* (MACN-CH 894). Neurocráneo en vista lateral izquierda. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

El contacto frontoparietal no es una sutura visible pero probablemente, al igual que en *Abelisaurus* se encuentra en el tercio posterior de la fosa supratemporal, justo por delante del punto de inflexión de la barra sagital, donde el parietal desarrolla el proceso dorsomedial (Fig. 3.70). La sutura frontoparietal no está engrosada, por lo que no hay un reborde de hueso sobre la fosa supratemporal que ayude a identificar el contacto, como aparentemente ocurre en *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236). En la mayoría de los abelisáuridos el contacto frontoparietal no se observa y es difícil de reconocer, incluso con el uso de tomografías como es el caso de *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), de manera coincidente con la mayoría de los terópodos en los cuales probablemente dichos elementos se fusionaban tempranamente durante la ontogenia del animal (Currie, 1997a).

El proceso postorbital del frontal no se proyecta lateralmente en forma marcada y en vista dorsal es difícil de determinar su forma debido a que se encuentra parcialmente cubierto anterodorsalmente por el “cuerno” del frontal. En vista lateral, el proceso postorbital se observa con dificultad del lado izquierdo, donde el elemento postorbital está desarticulado del neurocráneo (Fig. 3.70). La superficie de contacto para el postorbital se ubica posteroventralmente en relación a la base del “cuerno” del frontal. Es una superficie de forma irregular que se orienta algo ventralmente y que no muestra estriaciones, por lo que probablemente ambos elementos habrían estado firmemente fusionados.

La fosa supratemporal está bien excavada en el frontal y se diferencia marcadamente del resto de la superficie del frontal por la ausencia de ornamentación. Los márgenes anterior y medial de la fosa supratemporal, forman paredes bastante verticales, por lo que el piso de la fosa por delante de la fenestra supratemporal no es horizontal. La pared anterior de la fosa supratemporal presenta una concavidad oval cuyo borde antero-dorsal se corresponde a su vez con el borde posterior de la base del “cuerno”. Esta depresión en el sector anterior de la fosa supratemporal, que genera como un escalón en la superficie de la misma, se observa también en *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236), y corresponde probablemente a un área particular de inserción de la musculatura temporal. Anteriormente, los márgenes mediales de las fosas supratemporales divergen entre sí y de la línea media por lo que la barra sagital



se ensancha y las fosas quedan separadas por un triángulo del frontal, como en otros abelisáuridos (e.g. *Abelisaurus* (MPCA 11.098), *Aucasaurus* (MCF-PVPH 2361), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y *Ekrixinatosaurus* (MUCPV 294)) (Fig. 3.68). La barra sagital longitudinal que separa ambas fosas supratemporales es plana en el frontal y se adelgaza posteriormente hasta formar una cresta entre los parietales.

Anterolateralmente el contacto del frontal con el prefrontal es poco claro por fusión, mientras que anteromedialmente, el contacto con los nasales es más discernible. Estas superficies de contacto se encuentran justo por delante del borde anterior del par de “cuernos” de los frontales, y no se trata de contactos suturales nítidos. Aparentemente el frontal de *Carnotaurus* no emite anteriormente largos procesos nasales, como en *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236), en los cuales si bien el contacto frontonasal no es transversal, los procesos nasales del frontal son relativamente cortos (Fig. 3.68).

Ventralmente el frontal contacta, de atrás para adelante, con el lateroesfenoides, parte del orbitoesfenoides y con el esfenetmoides, techando el sector anterior de la fosa mesencefálica y la cavidad del tracto olfatorio (no así la cavidad de los bulbos olfatorios). Si bien es posible identificar el contacto entre las paredes laterales del neurocráneo y el frontal, el grado de fusión alcanzado entre estos elementos es alto y no hay suturas visibles entre los mismos.

### **Supraoccipital.**

El supraoccipital se dispone en forma vertical por encima del foramen magno (Fig. 3.71). Contacta anteriormente con el parietal y ventralmente con los exoccipitales, si bien las suturas son poco claras debido al alto grado de fusión alcanzado entre los elementos y a la presencia de fracturas en el sector. La prominencia supraoccipital es dorsoventralmente elongada y tiene forma de cresta, por lo que de aquí en más se hará referencia a la misma como cresta supraoccipital. No hay suturas visibles entre el supraoccipital y los exoccipitales, por lo tanto no es posible determinar cuál es el grado de participación del supraoccipital en el margen dorsal del foramen magno. En *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) la

participación del supraoccipital en el margen dorsal del foramen es reducida y aparentemente también lo sería en *Abelisaurus* (MPCA 11.098), por lo que podría esperarse lo mismo para *Carnotaurus*.

La cresta supraoccipital es lateralmente comprimida y se desarrolla prácticamente a lo largo de todo el supraoccipital, naciendo unos 25 mm por encima del foramen magno. Está formada por dos paredes laterales rectas que convergen posteriormente en una cresta o afilada que se proyecta hacia atrás, por lo que el corte transversal es triangular (Fig. 3.71). Distalmente, cerca del borde de la cresta nuchal, la cresta supraoccipital emite una proyección posterior de unos 20 mm de largo, la cual está a su vez solapada por la proyección posteromedial del parietal. En *Majungasaurus* se describe como “eminencia parietal” a la proyección posterior de la que participan tanto el parietal como el supraoccipital (Sampson *et al.*, 1998, fig. 14D). En esta Tesis, se utilizan dos términos diferentes, uno para la proyección dorsal del parietal y otro para la proyección posteromedial del mismo elemento. Esto permite la comparación de estas estructuras con otros terópodos, como por ejemplo *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), donde se observa la presencia de una proyección posteromedial del parietal pero no del supraoccipital.

El par de forámenes para la vena cerebral *capitis dorsalis*, visible a ambos lados del supraoccipital y delimitados por éste y el parietal en otros terópodos, no se observa en *Carnotaurus* debido a la mala preservación del sector. En *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236), estos forámenes presentan un diámetro importante y se ubican bien cerca de la línea media, a ambos lados de la cresta supraoccipital.

### **Exoccipital-opistótico.**

El exoccipital esta completamente fusionado al opistótico, por lo que no hay un contacto sutural visible entre ambos, como en el resto de los terópodos estudiados. Los exoccipitales contactan dorsalmente con el supraoccipital y ventralmente con el basioccipital, mientras que los opistóticos contactan dorsolateralmente con el parietal, posteroventralmente con el basioccipital y anteriormente con el proótico y el basiesfenoides. Las suturas entre estos elementos se perdieron por fusión.

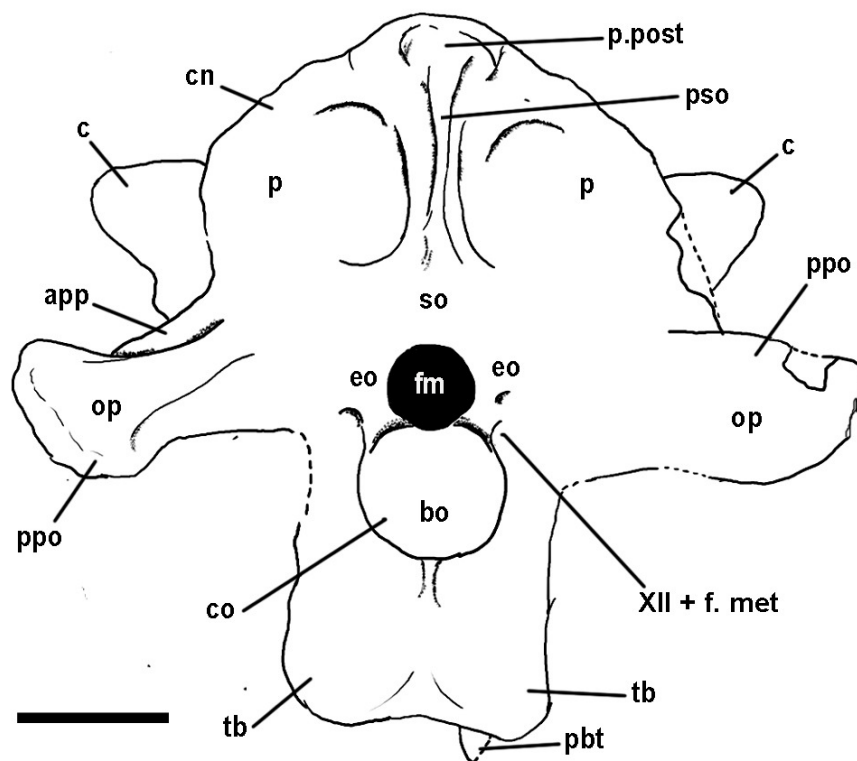


Fig. 3.71. *Carnotaurus sastrei* (MACN-CH 894). Neurocráneo en vista posterior. Escala: 5 cm. Abreviaturas en pág. 19.

En *Carnotaurus*, los exoccipitales conforman los márgenes laterales del foramen magno y probablemente también los laterodorsales, acercándose entre sí sobre el margen dorsal del foramen y restringiendo la participación del supraoccipital en la formación del mismo. El contacto sutural entre exoccipitales y supraoccipital no es visible debido al grado de fusión y en parte a la mala preservación del sector, que presenta numerosas fracturas. El foramen magno es de forma circular, y de menor diámetro que el cóndilo occipital (ver Tabla 2.3) (Fig. 3.71).

Los exoccipitales participan dorsolateralmente en la formación del cóndilo occipital como puede deducirse a partir de irregularidades en la superficie del cuello del cóndilo, sin embargo no hay suturas visibles entre estos y el basioccipital sobre la superficie del cóndilo (Fig. 3.71). Lateralmente al cóndilo occipital se distingue una única gran abertura en el exoccipital, cuyos márgenes son irregulares debido a la erosión y que probablemente representa la unión por fractura de dos aberturas separadas, una correspondiente al nervio craneano XII y otra correspondiente al foramen metótico. Esta abertura (foramen XII y foramen metótico) abre en el exoccipital dentro de un receso circular poco profundo, de la misma manera que en *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y en *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236).

En la cavidad endocraneana, sobre la pared interna del exoccipital se observan dos forámenes cerca del umbral del foramen magno (por delante de estos el resto de la cavidad endocraneana está rellena de sedimento). Ambos forámenes están dañados. El foramen posterior, más cercano al umbral del foramen magno, mide unos 4 mm de diámetro y corresponde a la abertura interna para el nervio XII. El foramen más interno, de menor diámetro, puede corresponder tanto a un foramen para otra rama del nervio craneano XII como al foramen metótico. Si bien la ubicación de este segundo foramen por delante del XII se corresponde con la ubicación que tendría internamente el foramen metótico, en la mayoría de los terópodos estudiados, el foramen metótico interno suele encontrarse ubicado en una depresión, la *fovea ganglii vagoglossopharyngealis*. Esto tiraría la balanza hacia la posibilidad de que en *Carnotaurus*, el segundo foramen corresponda también al nervio craneano XII, en cuyo caso la *fovea ganglii vagoglossopharyngealis* se encontraría ubicada más anteriormente, cubierta por sedimento. Una única abertura para el nervio craneano

XII se observa en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y en *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236), aunque en este último el material es fragmentario y no se puede asegurar que no hay otro foramen para el nervio XII.

Los procesos paraoccipitales de *Carnotaurus* son proyecciones largas y macizas que se proyectan posteroventralmente desde la región occipital del neurocráneo. La profundidad o altura de los procesos supera apenas en dos veces la altura del foramen magno, en contraste con los profundos procesos paraoccipitales presentes en los tiranosáuridos, y se expanden solo distalmente, alcanzando un máximo de 58 mm de profundidad (Fig. 3.71). El sector proximal y medial de los procesos paraoccipitales es vertical, mientras que distalmente están inclinados posteroventralmente, a diferencia de lo que ocurre en *Abelisaurus* (MPCA 11.098), donde los procesos paraoccipitales se mantienen en un plano vertical a lo largo de toda su extensión. Esta inclinación distal probablemente responda a la manera en la que se insertan los músculos del cuello que sostienen la cabeza, ya que aumentaría la superficie del corte transversal del músculo. Sobre la cara posterior de cada proceso paraoccipital, hay en el hueso un reborde longitudinal curvo que delimita un área ventral de superficie plana, que corresponde a la superficie de inserción muscular para aquellos músculos involucrados en los movimientos laterales de la cabeza (Snively, 2006) (Fig. 3.72). En vista posterior, el borde ventral del proceso paraoccipital se encuentra por debajo del nivel del borde dorsal del cóndilo occipital, más específicamente a la altura de la mitad del cóndilo del lado derecho y más cerca de dicho borde en el lado izquierdo (debido a deformación leve), como en otros abelisáuridos.



Fig. 3.72. *Carnotaurus sastrei* (MACN-CH 894). Proceso paraoccipital izquierdo en vista posterior. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

Dorsalmente el opistótico contacta con el ala posterolateral del parietal que está adosada sobre el proceso paraoccipital (Fig. 3.71). Como en el resto de los terópodos, en *Carnotaurus* la fenestra posttemporal está reducida. Se trata de una pequeña abertura ovoidal, de 25 mm de largo por 8 mm de alto, que queda delimitada (en el cráneo articulado) entre el margen dorsal del proceso paraoccipital, el proceso posterolateral del parietal y el escamoso (Fig. 3.73). No hay marcas ni impresiones sobre el opistótico dejadas por este foramen, como sí ocurre en *Herrerasaurus ischigualastensis* (PVSJ 407; Sereno y Novas, 1993) y en *Troodon* sp. (TMP 86.36.457; Currie y Zhao, 1993a), en los cuales el margen ventral del foramen supratemporal está marcado en el borde dorsal del proceso paraoccipital. La cara anterior del proceso paraoccipital de *Carnotaurus* es plana y lisa. Al igual que en el resto de los abelisáuridos, no se desarrolla un receso timpánico caudal por detrás del receso columelar (Fig.3.70).

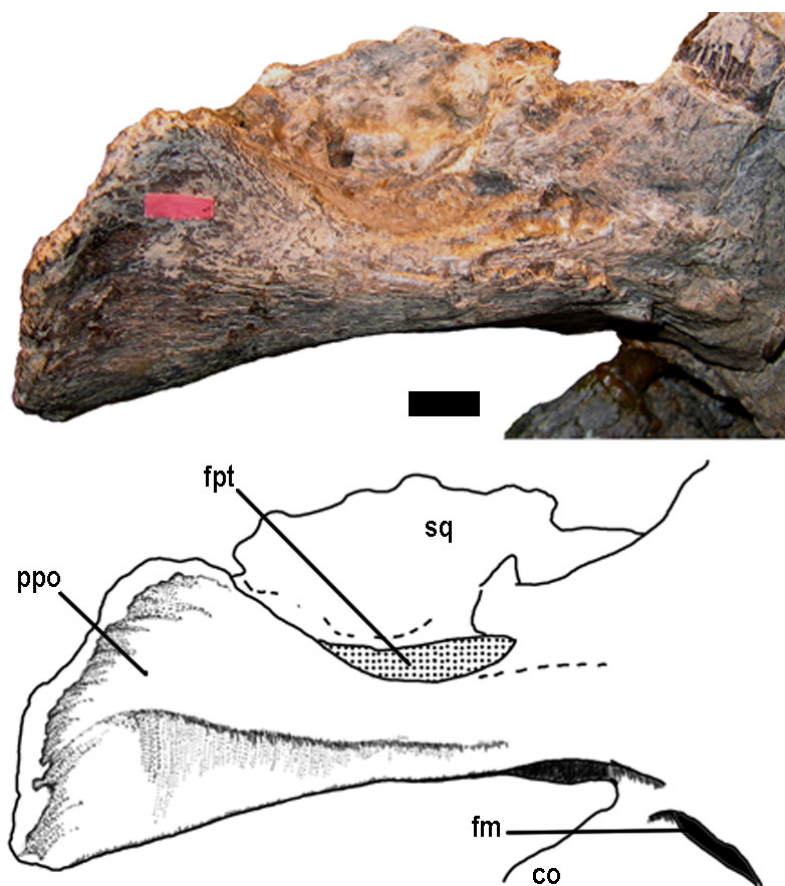


Fig. 3.73. *Carnotaurus sastrei* (MACN-CH 894). Detalle del proceso paraoccipital izquierdo en vista dorsal. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

El desarrollo de la rama ventral del opistótico en la *crista tuberalis* es moderado, pero suficiente como para separar la cara lateral del neurocráneo de la cara posterior, ocultando el foramen metótico en una vista lateral (Fig. 3.70). La *crista tuberalis*, recorre lateralmente la placa ósea formada por los tubérculos basales fusionados (ver *basioccipital* más adelante), a la que está fuertemente fusionada, no habiendo suturas visibles entre el opistótico y el basioccipital (Figs. 3.70 y 3.71).

Anteriormente, en la cara lateral del neurocráneo, el opistótico contacta ventralmente con basiesfenoides mediante la *crista tuberalis* y dorsalmente con el proótico en la base del proceso paraoccipital (Fig. 3.70). El contacto opistótico-proótico no es una sutura visible, pero se determina a partir de la ubicación del receso columelar, del cual el opistótico conforma las paredes dorsal y medial. Sobre el opistótico, en la pared medial del receso columelar, se observa el surco columelar (*stapedial groove*), impresión dejada por la columela en su paso hacia el interior del receso columelar para contactar la ventana oval. Allí, un resto sólido de relleno sedimentario pegado a la pared medial del receso, contiene la impresión de la columela, la cual medía unos 2,4 mm de ancho. El contacto opistótico-basiesfenoides no es una sutura visible en la cara lateral del neurocráneo debido a que ambos elementos están fuertemente fusionados.

### **Basioccipital.**

El basioccipital contacta dorsolateralmente con los exoccipitales y anteriormente con el basiesfenoides, si bien debido al grado de fusión alcanzado entre los elementos no hay suturas visibles entre estos elementos. Algunas discontinuidades en el relieve de la superficie lateral del cuello del cóndilo en *Carnotaurus* estarían indicando que los exoccipitales participan solo dorsolateralmente en la formación del cóndilo occipital, mientras que el basioccipital es el componente principal de esta estructura, como en *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236) e *Ilokelesia* (MCF-PVPH 35). De esta manera el basioccipital participa en la formación del margen ventral del foramen magno.

El cóndilo occipital de *Carnotaurus* (MACN-CH 894) es esférico y prácticamente circular en vista posterior como el de *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236) (Fig. 3.71). Está algo comprimido anteroposteriormente en el sector ventral, donde una constricción da comienzo al cuello del cóndilo occipital. El cóndilo occipital es más ancho que el foramen magno y probablemente presente menos distorsión que este último. El cuello del cóndilo occipital presenta dorsalmente una depresión longitudinal medial poco definida por el mal estado de preservación, que probablemente no sea comparable al surco longitudinal presente en el cuello del cóndilo del celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 y *Piatnitzkysaurus sastrei* (PVL 4073). No hay evidencia externa ni fracturas que indiquen la presencia de cavidades neumáticas en basiesfenoides que alcancen el nivel del cuello del cóndilo occipital de *Carnotaurus*, como las presentes en *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236) y en *Ilokelesia* (MCF-PVPH 35). Ventralmente, el cuello del cóndilo presenta una pequeña quilla o cresta longitudinal medial, también presente en *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), pero ausente en *Aucasaurus* e *Ilokelesia*.

Los tubérculos basales en *Carnotaurus* están totalmente fusionados entre sí conformando una placa ósea vertical que se proyecta ventralmente por debajo del cóndilo occipital y se orienta casi alineada en el mismo plano vertical con el supraoccipital., como en *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007). Esta placa de hueso es de superficie lisa y de bordes laterales rectos y paralelos, por lo que tiene forma cuadrangular en vista posterior (Fig. 3.71). Posteriormente, presenta una cresta medial longitudinal baja y roma, que nace ventral al cóndilo occipital y se vuelve más difusa cerca del borde distal. Distalmente, los bordes laterales de los tubérculos basales se engrosan anteroposteriormente, probablemente debido a la adhesión del basiesfenoides, por lo que en vista ventral adquieren forma triangular con la parte ensanchada hacia atrás. El basiesfenoides tendría una participación limitada en la formación de los tubérculos, en la cara anterior de los mismos, siendo el basioccipital el componente principal en la formación de la proyección cuadrangular ventral al cóndilo. La distancia transversal entre los tubérculos, en este caso entre los márgenes laterales de la estructura, es mayor que el ancho del cóndilo, como en *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y



*Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007). Sin embargo, parte del borde lateral está conformado probablemente por la rama ventral del opistótico también fuertemente fusionada lateralmente al tubérculo de su mismo lado, por lo que dicha distancia sería algo menor. Debido a que no hay suturas visibles entre el opistótico y el basioccipital, es difícil determinar si la *crista tuberalis* alcanza el extremo distal de los tubérculos o no. Los tubérculos basales fusionados ampliarían la superficie ofrecida para la inserción de algunos de los músculos del cuello que permiten movimientos de dorsiflexión de la cabeza. En los tiranosáuridos, dicha superficie de inserción se ubica en el borde distal de los tubérculos (Snively, 2006). En *Carnotaurus*, el borde distal de la placa ósea formada por los tubérculos fusionados no solo está algo engrosado, sino que también presenta un área transversal en la que la superficie del hueso no es lisa, indicando probablemente el área de inserción muscular mencionada (Fig. 3.71).

No hay un bolsillo subcondilar desarrollado ventralmente al cóndilo. Tampoco se observan sobre la placa ósea formada por los tubérculos las suaves depresiones ovales a ambos lados de la línea media que están presentes en *Abelisaurus* (MPCA 11.098).

### **Basiesfenoides.**

Como en el resto de los terópodos, el basiesfenoides es el elemento más conspicuo del basicráneo, conformando a su vez la mayor parte del piso de fosa medular en la cavidad endocraneana. Contacta posteriormente con el basioccipital al que está fuertemente fusionado, dorsalmente con el proótico y probablemente con parte del lateroesfenoides y anteriormente con el paraesfenoides, elemento de origen dérmico al que también se encuentra fuertemente fusionado, como ocurre en general en todos los terópodos. Prácticamente no hay suturas visibles entre estos elementos debido al grado de fusión alcanzado.

Posteriormente, el basiesfenoides contacta al basioccipital y participa en la formación del sector anterodistal de la placa formada por la fusión de los tubérculos basales. Anteriormente a esta pared vertical, queda delimitado internamente un

receso basiesfenoidal bien desarrollado, excavado profundamente en el cuerpo del basiesfenoides. El desarrollo dorsal o profundidad del receso basiesfenoidal en *Carnotaurus* (MACN-CH 894) se desconoce debido a la presencia de relleno sedimentario en el sector más dorsal de la cavidad. El receso basiesfenoidal tiene una abertura orientada ventralmente, que en términos generales es de forma cuadrangular, como ocurre en general en los terópodos que presentan este receso con la excepción de *Giganotosaurus carolinii* (MUCPV-CH 1) y *Sinraptor dongi* (IVPP 10600) en los cuales la abertura del receso basiesfenoidal se orienta posteroventralmente. En *Carnotaurus*, debido a que los bordes de las paredes laterales del receso se curvan hacia fuera, la apertura máxima resulta en un receso que es virtualmente más largo que ancho, como ocurre en el ejemplar MCF-PVPH 411 y en *Allosaurus* (UVP 5961).

Por delante del receso basiesfenoidal, el basiesfenoides conforma los procesos basipterigoideos. Los procesos basipterigoideos en *Carnotaurus* son cortos y se proyectan principalmente ventralmente y algo menos lateralmente (casi nada hacia delante), como en *Abelisaurus* (MPCA 11.098). Son proyecciones en forma de dedo, aunque en vista lateral aparentan ser más bien comprimidas y en forma de tabla, más que nada debido a que la cara lateral de cada proceso es plana (Fig. 3.70). Los extremos distales de los procesos basipterigoideos no están expandidos y se ubican en un nivel inferior al del cóndilo occipital como en *Abelisaurus* y otros terópodos derivados, a la vez que también están ubicados en un nivel inferior a los tubérculos basales. La cara lateral del proceso basipterigoideo es plana y lisa, y no hay un receso basipterigoideo asociado a la base del proceso. Probablemente los procesos basipterigoideos de *Carnotaurus* sean macizos. La distancia transversal entre ambos procesos basipterigoideos es levemente menor que la distancia entre los tubérculos basales, mientras que la distancia medida anteroposteriormente entre el proceso basipterigoideo y el tubérculo basal del mismo lado es menor. Es por esto que el área delimitada entre los tubérculos basales y los procesos basipterigoideos es más larga transversalmente que axialmente, como en *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007, fig. 14 F). En *Carnotaurus*, el proceso basipterigoideo derecho está en contacto articular con el hueso pterigoideo, el cual presenta una superficie de articulación en forma de U que envuelve al proceso

basipterigoideo anterior y lateralmente (Fig. 3.74). Por delante de los procesos basipterigoideos la presencia de sedimento no permite confirmar la presencia de un receso subselar excavado ventralmente al proceso cultriforme, como el presente en *Abelisaurus* (MPCA 11.098).

Sobre la cara lateral del basiesfenoides se observa claramente los márgenes del receso timpánico lateral, que está relleno de sedimento (Fig. 3.70, 3.75). Se trata de un receso timpánico lateral bien desarrollado, que está parcialmente cubierto anterodorsalmente por una cresta preótica (*preotic pendant*) bien desarrollada. La presencia de sedimento relleno el receso impide reconocer la morfología interna del mismo, como también reconocer la presencia de forámenes, como por ejemplo el de la arteria carótida interna, que ingresa al basicráneo a través del receso timpánico lateral. En *Abelisaurus* (MPCA 11.098), el receso timpánico lateral está bien desarrollado y subdividido en dos cavidades menores, de las cuales la más anterior presenta anterodorsalmente el foramen de entrada para la arteria carótida interna, que desemboca en la fosa pituitaria separadamente de su contraparte.

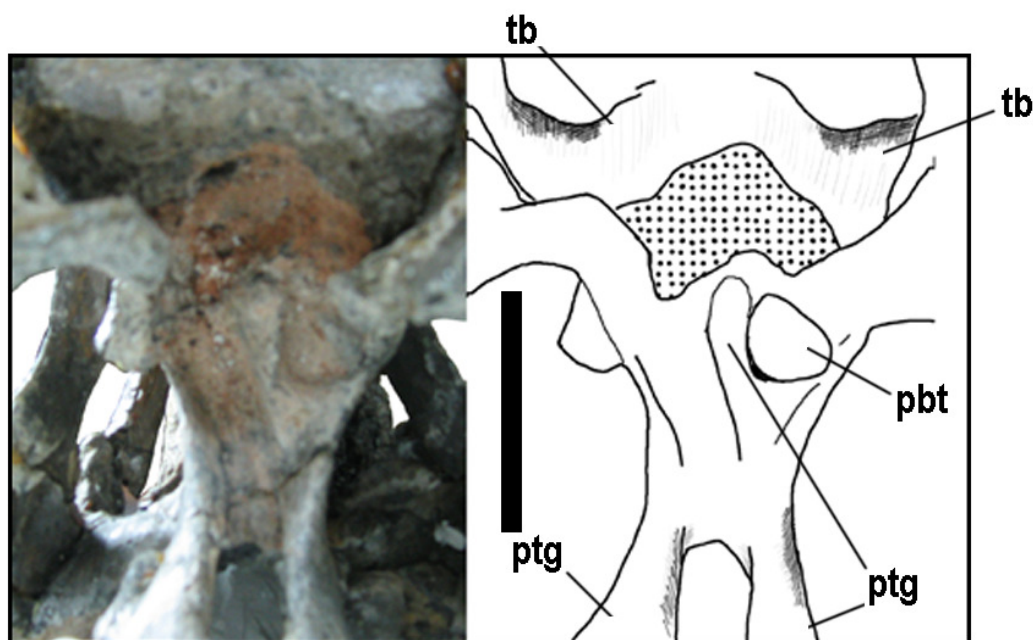


Fig. 3.74. *Carnotaurus sastrei* (MACN-CH 894). Vista posteroventral del basicráneo. Detalle del proceso basipterigoideo derecho articulando con el pterigoides. Escala: 5 cm. Abreviaturas en pág. 19.

La cresta preótica de *Carnotaurus* (MACN-CH 894), es una estructura laminar, alar, constituida probablemente tanto por el basiesfenoides distalmente como por el proótico en su base. Se separa de la pared lateral del basicráneo y se proyecta posteroventralmente recubriendo el sector anterodorsal del receso timpánico lateral (Fig. 3.70). La superficie de la cresta no es lisa, sino que está surcada por finas estrías longitudinales, sobre todo distalmente, que probablemente correspondan a las marcas de inserción dejadas por el músculo elevador del pterigoides (Fig. 3.75).

Anteroventralmente a la cresta preótica y laterodorsalmente a la base del proceso cultriforme abre una gran fenestra oval de 21 mm de alto x 13 mm de ancho, que corresponde a la llamada “ventana interorbitaria” por algunos autores, cuyos márgenes están delimitados por el basiesfenoides posteriormente, el paraesfenoides anteroventralmente y el septo interorbitario osificado anterodorsalmente (Fig. 3.75). Esta fenestra es un espacio abierto en la pared anterolateral de la fosa pituitaria, también presente en *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), que comunica los espacios orbitales a ambos lados del septo interorbitario a la vez que comunica con la fosa pituitaria propiamente dicha. Si bien la fenestra está rellena con sedimento, se advierte la presencia de un pequeño foramen de pocos mm de diámetro, ubicado sobre la pared posterior de la fenestra, que es además la pared posterior, transversal, de la cavidad pituitaria (Fig. 3.75). El foramen pequeño corresponde al foramen externo del nervio craneano VI izquierdo, el cual penetra en la fosa pituitaria atravesando posterodorsalmente el *dorsum sellae*, como en el resto de los abelisáuridos y en *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), y sale al exterior a través de la fenestra y no a través de un foramen en la cara lateral del basiesfenoides. Currie (com. pers.) denomina dicha fenestra hipofisiaria (*hypophyseal fenestra*). Sin embargo, el término “fenestra hipofiseal” se aplica mas correctamente a la fenestra embrionaria a través de la cual pasan la hipófisis y las arterias carótidas internas, que en el adulto corresponde al *foramen infundibular*. En *Carnotaurus*, la abertura que comunica la cavidad de la fosa pituitaria con el exterior anteriormente, se corresponde probablemente con la fenestra hipofisiaria anterior (ver glosario) del ejemplar MCF-PVPH 411. En *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), una fenestra con una ubicación topográfica similar fue identificada por los autores como “ventana interorbitaria” (*interorbital window*) pero el problema

está en que este término también es utilizado para denominar aberturas en el septo interorbitario que comunican los espacios orbitales entre si y que no están en relación con la fosa pituitaria. Estos autores denominan a la abertura en la pared anterior de la fosa pituitaria como “foramen para la arteria esfenoidal” (Sampson y Witmer, 2007).

El proceso cultriforme de *Carnotaurus* se preservó completo. Está constituido por el complejo basiesfenoides-paraesfenoides y si bien el basiesfenoides probablemente participe en la formación de la base del proceso, el cuerpo de la estructura está constituido básicamente por el paraesfenoides. El proceso cultriforme se desarrolla por delante de los procesos basipterigoideos y se proyecta anterodorsalmente, volviéndose más horizontal y paralelo al techo craneano distalmente (Fig. 3.70). Se trata de una proyección laminar medial en forma de espada, cuyo borde ventral es curvo, levemente cóncavo hacia abajo. Si bien la base del proceso es alta, se adelgaza anteriormente en el extremo distal. Dorsalmente, el proceso cultriforme está fusionado al septo interorbitario osificado, por lo cual no es posible determinar la presencia e un surco en la cara dorsal del proceso. Si bien no hay un contacto claro entre el proceso cultriforme y el septo interorbitario, la superficie del hueso es lisa en el primero y sumamente estriada en el segundo, lo que permite identificarlos con facilidad (Fig. 3.70, 3.75).

### **Proótico.**

El proótico contacta posteriormente con el opistótico, dorsalmente con el parietal, anteriormente con el lateroesfenoides y ventralmente con el basiesfenoides. En *Carnotaurus* los contactos entre estos elementos se perdieron por fusión.

El contacto proótico-opistótico está indicado por la fenestra o receso columelar, abertura en la pared del neurocráneo a través de la cual pasa la columela hacia la ventana oval del oído interno, y de la cual el proótico conforma el margen anteroventral y la pared anteroventral del receso (Fig. 3.70). Como ocurre generalmente en los terópodos, la abertura del receso columelar se orienta posteriormente. Sobre el margen dorsal del receso columelar se desarrolla en el

proótico un reborde que lo “techa” y lo recubre parcialmente, por lo que la forma triangular de la abertura solo se observa en vista lateroventral.

El proótico conforma al menos la mitad posterior del foramen maxilomandibular ( $V_{2,3}$ ) del nervio Trigémino. Este foramen de forma circular mide unos 12 mm de diámetro y está ubicado dorsalmente a la cresta preótica (Fig. 3.70, 3.75). Como no hay suturas visibles entre el proótico y el laterosfenoides, no se puede descartar la posibilidad de que en *Carnotaurus* ese foramen estuviera completamente incluido en el proótico y no entre el proótico y el lateroesfenoides. La rama oftálmica del Trigémino está separada de las ramas mandibular y maxilar y sale al exterior por un foramen ( $V_1$ ) cuya abertura se orienta anteriormente y abre unos milímetros por delante del foramen  $V_{2,3}$ , (Fig. 3.75). El foramen  $V_1$  mide 6 mm de diámetro y probablemente se encuentra incluido íntegramente en el lateroesfenoides. Esta situación, con el foramen  $V_{2,3}$  delimitado por el proótico y el foramen  $V_1$  delimitado por el lateroesfenoides, se da también en los tiranosáuridos. En *Abelisaurus* (MPCA 11.098), se preserva el canal de la rama oftálmica separada, también identificada en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), por lo que la presencia de una rama oftálmica separada sería característica para los abelisáuridos.

Por detrás del foramen  $V_{2,3}$ , hay un reborde de hueso que es continuo con el borde dorsal de la cresta preótica. El foramen del nervio VII no se observa en el material debido a la presencia de ese sedimento, pero debería encontrarse posterior o posteroventralmente al foramen  $V_{2,3}$ , como en el resto de los terópodos (Fig. 3.75). La cresta preótica (ver basiesfenoides) está bien desarrollada y el proótico probablemente conforma todo el sector proximal o la base de esta estructura.

### **Lateroesfenoides.**

El lateroesfenoides contacta posteriormente con el proótico, dorsalmente con el frontal, ventralmente con el basiesfenoides y anteriormente con el orbitoesfenoides. En *Carnotaurus*, no se observan suturas entre estos elementos por fusión, excepto por el contacto laterosfenoides-frontal, donde si bien no se observa una sutura, el contacto es claro.

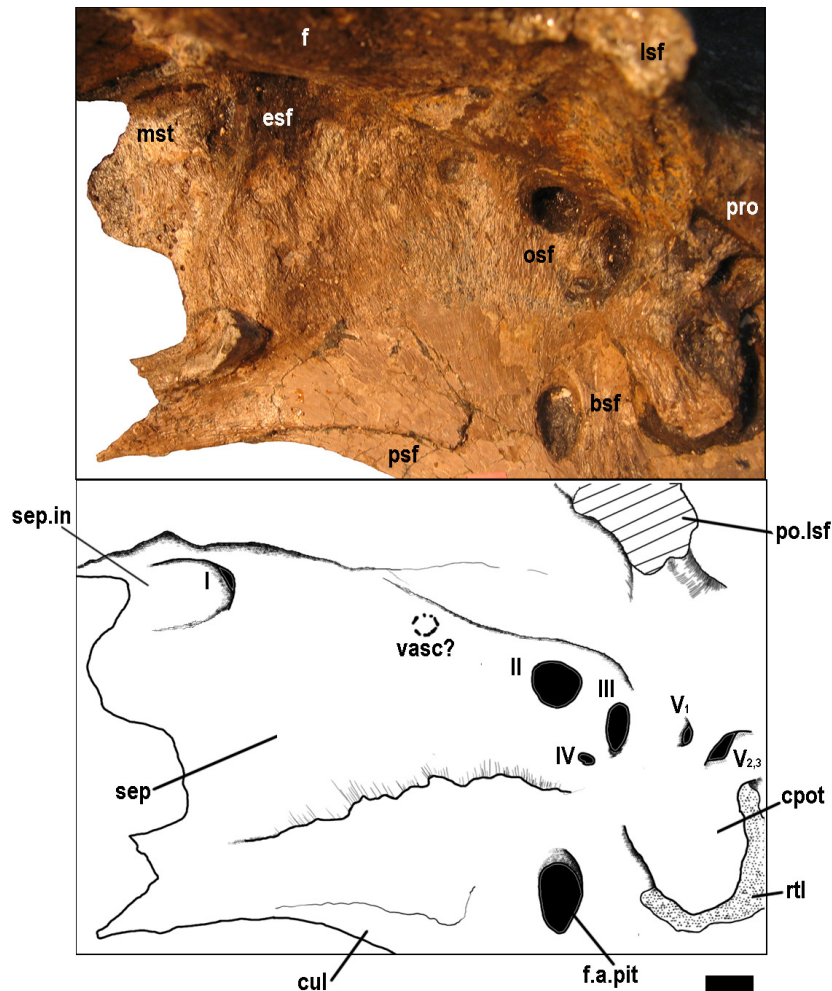


Fig. 3.75. *Carnotaurus sastrei* (MACN-CH 894). Proótico y lateroesfenoides izquierdos, septo interorbitario osificado. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

El proceso postorbital del lateroesfenoides se proyecta lateralmente por debajo del contacto lateroesfenoides-frontal, sin sobrepasar el margen lateral del frontal. Es una estructura en forma de dedo, poco desarrollada dorsoventralmente, pero sin llegar a ser tan deprimida como en *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) o en *Sinraptor dongi* (IVPP 10600). El proceso postorbital del lateroesfenoides se desarrolla dorsoventralmente en su extremo distal, ofreciendo lateralmente una superficie mas o menos transversal de contacto con el hueso postorbital (Fig. 3.70). Anteroventralmente en la base del proceso postorbital del lateroesfenoides, hay una suave depresión circular que corresponde al punto donde el hueso epipterigoides contacta con la pared del neurocráneo. El contacto del lateroesfenoides con este

hueso se observa en el lado derecho del cráneo, donde los elementos craneanos permanecen articulados.

El contacto del lateroesfenoides con el proótico no es una sutura visible y está indicado por las aberturas del nervio Trigémico, como en el resto de los terópodos. Si bien el grado de participación del lateroesfenoides en el margen anterior del foramen  $V_{2,3}$  es dudoso, el foramen de la rama oftálmica ( $V_1$ ) está incluido completamente en el lateroesfenoides, de la misma manera que en el celurosaurio indet. MCF-PVPH-411 o en el tiranosáurido *Daspletosaurus* (RTM 2001.30.01). El foramen  $V_1$  es circular y la abertura se orienta anteriormente y no lateralmente. Dorsalmente al foramen  $V_1$ , cerca del contacto con el frontal, abre en el lateroesfenoides un pequeño foramen, el cual corresponde a la vena cerebral medial, presente en *Abelisaurus* (MPCA 11.098) en *Majungasaurus* (“vena cerebialis media”, Sampson y Witmer, 2007) y en el carcharodontosáurido *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1).

Anteriormente, el contacto entre el lateroesfenoides y el orbitoesfenoides se determina a partir de la ubicación de los forámenes de los nervios craneanos III y IV, cuyos márgenes posteriores están formados por el lateroesfenoides en la mayoría de los dinosaurios (Currie, 1997a) (Figs. 3.70, 3.75). El foramen del nervio III es el de mayor diámetro. Es de forma ovalada, mide unos 15 mm de alto x 7 mm de ancho, y se ubica dorsalmente al foramen craneano IV y posteroventralmente al foramen craneano II (Fig. 3.75). El foramen craneano IV es de menor diámetro que el III, contrariamente a lo que ocurre en otros terópodos se ubica posteroventralmente al foramen II y no posterodorsalmente. Anteroventralmente a la zona donde se ubica el foramen craneano IV, probablemente el lateroesfenoides tenga un leve contacto con el basiesfenoides.

### **Orbitoesfenoides.**

El orbitoesfenoides forma el sector más anterior de la pared lateral del neurocráneo. Contacta posteriormente con el lateroesfenoides, dorsalmente con el frontal, ventromedialmente con su contraparte y con el septo interorbital osificado,



mientras que anteriormente contacta con los elementos etmoidales que forman las paredes de cavidad del tracto olfatorio (probablemente esfenetmoides). No hay suturas visibles con ninguno de estos elementos por lo que dichos contactos se determinan indirectamente a partir de la ubicación de algunos nervios craneanos. Como se indicara anteriormente, el contacto orbitoesfenoides-lateroesfenoides esta indicado por los forámenes de los nervios craneanos III y IV, de los cuales el orbitoesfenoides conforma los márgenes anteriores. Para la ubicación y descripción de estos forámenes ver lateroesfenoides.

El foramen del nervio craneano II está incluido en el orbitoesfenoides y no es confluyente con el foramen II del lado opuesto, como en otros abelisáuridos (Figs. 3.71, 3.75). Se trata de un foramen circular de 15 mm de diámetro que se encuentra ubicado anterodorsalmente a los forámenes III y IV y dorsalmente alineado con la ventana hipofisiaria. Entre el foramen II y el foramen I no se desarrolla una ventana interorbitaria, como la presente en *Abelisaurus* (MPCA 11.098).

#### **Complejo etmoidal (esfenetmoides+mesetmoides +septoefenoides?)**

En *Carnotaurus* (MACN-CH 894), las paredes laterales y ventral de las cavidades del tracto olfatorio y bulbos olfatorios están osificadas, como en otros abelisáuridos (e.g. *Abelisaurus* (MPCA 11.098), *Ekrixinatosaurus* (MUCPV 294), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007). En el complejo etmoidal se reconoce anteriormente el esfenetmoides, encerrando el par de cavidades de los bulbos olfatorios y el septo internasal medial que los separa formado por el mesetmoides (ver Ali *et al.*, 2008). El esfenetmoides contacta dorsalmente con el frontal, posteriormente con el orbitoesfenoides y ventralmente con el septo interorbitario osificado. Como no hay contactos suturales visibles entre el orbitoesfenoides y el sector etmoidal proximal, no es posible determinar si además del esfenetmoides hay otro elemento interpuesto entre este y el orbitoesfenoides, caso similar al de los carcharodontosáuridos.

El esfenetmoides en *Carnotaurus* cierra la cavidad del tracto olfatorio y la cavidad de los bulbos olfatorios, la cual está separada sagitalmente en dos por un

septo medial (mesetmoides). Debido al grado de fusión alcanzado entre el esfenetmoides y el frontal, no es fácil determinar si el frontal techa la cavidad de los bulbos olfatorios o si el esfenetmoides se cierra dorsalmente como un anillo excluyéndolo de la formación del techo, como ocurre en *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y también en *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) y en algunos tiranosáuridos (Ali *et al.*, 2008). Mesetmoides y esfenetmoides delimitan anteriormente los márgenes del foramen craneano I u olfatorio (Fig. 3.75). Este foramen es semicircular y su abertura se orienta anteriormente, estando separado de su contraparte por el septo medial internasal formado por el mesetmoides. El septo medial del mesetmoides se proyecta anteriormente unos 23 mm por delante del foramen del nervio I y del esfenetmoides, adosado ventralmente al frontal, llegando casi hasta la sutura fronto-nasal (Fig. 3.70). El foramen craneano I mide 11 mm de diámetro máximo, y está separado del foramen craneano II por una distancia anteroposterior de 78 mm, distancia que corresponde a la longitud del tracto olfatorio y los bulbos olfatorios. Ventralmente, el esfenetmoides está firmemente fusionado al septo interorbitario, si bien el contacto puede distinguirse a partir de un cambio en la textura del hueso que presenta el septo interorbitario (ver más adelante).

Sobre la cara lateral del esfenetmoides, anterodorsalmente al foramen craneano II y cerca del contacto entre el esfenetmoides con el frontal, hay un pequeño foramen de unos 7 mm de diámetro que corresponde a un elemento de vascularización del tracto olfatorio, también presente en los neurocráneos de *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y en *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) (Fig. 3.70).

### **Septo interorbitario osificado**

El septo interorbitario en *Carnotaurus* es una placa ósea medial amplia y laminar, fuertemente fusionado al proceso cultriforme ventralmente y al complejo etmoidal que forma la cavidad del tracto olfatorio dorsalmente (Figs. 3.71, 3.75). El límite entre el septo interorbitario y el proceso cultriforme está indicado por un cambio en la superficie del septo, la cual presenta una textura diferente a la del resto del neurocráneo que es básicamente lisa. Esta textura diferente en el septo interorbitario responde a una serie de finas estrías paralelas, que se orientan

principalmente dorsoventralmente sobre la superficie del septo. En el septo interorbitario de *Abelisaurus* (MPCA 11.098) se observan estrías similares. Esto indica que el septo interorbitario no está conformado por el paraesfenoides, sino por una osificación independiente, probablemente a partir de la calcificación del cartílago interorbital.

#### 4.2.7. *Abelisaurus comahuensis* Bonaparte y Novas, 1985



Fig. 3.76. *Abelisaurus comahuensis* (MPCA 11.098). Cráneo en vista lateral izquierda. Escala: 10 cm.

#### **Paleontología sistemática**

THEROPODA Marsh, 1881

ABELISAUROIDEA Novas, 1989

ABELISAUROIDAE Bonaparte y Novas, 1985

*Abelisaurus* Bonaparte y Novas, 1985

*Abelisaurus comahuensis* Bonaparte y Novas, 1985

(Figs. 3.76-3.89)

**Material:** MPCA 11.098. El material estudiado corresponde al un cráneo articulado parcial, holotipo de la especie. El neurocráneo se preserva en forma parcial, debido a la presencia de abundantes fracturas en el material, y articulado con el resto de los elementos craneanos. El grado de fusión entre los elementos es alto.

**Localidad y Horizonte:** Canteras de piedra Lago Pellegrini, General Roca, Provincia de Río Negro (Bonaparte y Novas, 1985). Parte inferior de la Formación Anacleto (Santoniano?-Campaniano Inferior), Cretácico Superior.

**Descripción.**

El cráneo de *Abelisaurus* (MPCA-11098) está parcialmente preservado y fue reconstruido y articulado para su exposición (Fig. 3.76). Según esta interpretación, la reconstrucción del cráneo completo tiene unos 87 cm de largo medidos en vista lateral desde el extremo del premaxilar hasta el extremo distal el proceso paraoccipital. El material, sobre todo en el neurocráneo, presenta numerosas fracturas y sectores faltantes que generan cierto grado de deformación en el mismo, evidente sobre todo en vista posterior.

El neurocráneo está incompleto por fracturas y se encuentra articulando con el resto de los elementos craneanos preservados, lo que dificulta la observación de algunos sectores, sobre todo en la cara lateral del neurocráneo. En el neurocráneo se han perdido principalmente sectores del lateroesfenoides y el proótico, y parte del proceso paraoccipital izquierdo. Los elementos lagrimal, postorbital, yugal y pterigoides recubren parcialmente el neurocráneo externa y lateralmente dificultando la observación de determinados sectores, principalmente en la parte más ventral y posterior del basicráneo. Mas allá de esto, la calidad de preservación del material es buena y es posible identificar varias estructuras delicadas, como también márgenes de forámenes, tanto completos como incompletos, en los restos óseos. El grado de fusión alcanzado entre los elementos que conforman el neurocráneo de *Abelisaurus* (MPCA 11.098) es elevado no hay prácticamente contactos suturales visibles, lo cual indica que el ejemplar corresponde a un individuo adulto.

**Parietales**

Cada parietal contacta anteriormente con el frontal, ventralmente con el proótico y posteriormente con el supraoccipital, no habiendo suturas visibles con ninguno de estos elementos. La sutura interparietal tampoco es visible ya que ambos parietales se encuentran fuertemente fusionados entre si, formando un único elemento en el techo craneano (Fig. 3.77). La cresta nuchal se preserva de manera fragmentaria.

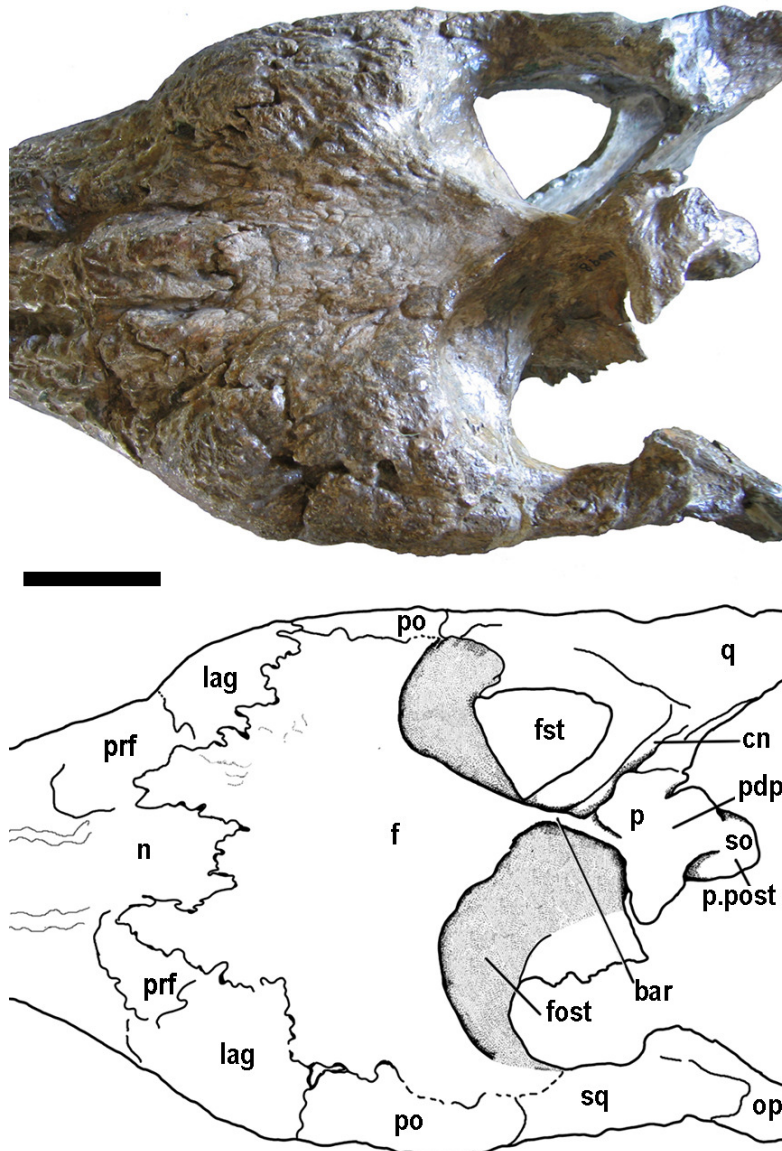


Fig. 3.77 *Abelisaurus comahuensis* (MPCA 11.098). Neurocráneo en vista dorsal. Escala: 5 cm. Abreviaturas en pág. 19.

Los parietales están ampliamente excavados dorsalmente por ambas fosas supratemporales. Los márgenes mediales de las fosas supratemporales son paralelos a la línea media a lo largo de toda su extensión sobre el parietal, si bien divergen entre sí anteriormente sobre el frontal, como en otros abelisauroideos (Fig. 3.77). Ambas fosas supratemporales se aproximan casi al máximo entre sí, pero sin confluir sobre la línea media, quedando separadas por una barra sagital de 4 mm de ancho transversal, como ocurre en otros abelisaúridos como *Carnotaurus* (MACN-CH 894)

y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007). La barra sagital formada por el parietal en *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236) y *Ekrixinatosaurus* (MUCPV 294) es relativamente más ancha que en los mencionados taxones, y plana, por lo que no asemeja una cresta. Posteriormente, la fosa supratemporal está delimitada por una pared vertical, recta y transversal al eje axial, como se observa en otros abelisáuridos, la cual es continua con la cresta nucal (Fig. 3.77).

Por detrás de las fosas supratemporales, los parietales emiten una proyección dorsomedial elevada sobre el nivel del techo craneano, el proceso dorsomedial. Este proceso se proyecta unos 20 mm verticalmente por encima del resto del techo craneano, como en *Carnotaurus*, pero a diferencia de los bajos procesos presentes en *Aucasaurus* y *Ekrixinatosaurus*. El punto de inflexión entre el techo craneano horizontal plano y el proceso dorsal del parietal se observa en vista lateral, allí donde la barra sagital comienza a proyectarse posterodorsalmente. El proceso dorsomedial del parietal tiene forma romboidal en vista dorsal y emite a su vez una proyección posteromedial en forma de lengua que solapa al supraoccipital, como en *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236), *Carnotaurus* (MACN-CH 894) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), entre otros. Una proyección posteromedial del parietal sobre el supraoccipital está presente en los carcharodontosáuridos *Giganotosaurus* y *Carcharodontosaurus* (Coria y Currie, 2002a), aunque no en relación al desarrollo de un proceso dorsal del parietal. En *Abelisaurus* la lengua posteromedial del parietal no cubre completamente al supraoccipital, el cual emite a su vez una proyección posteromedial que se proyecta unos 30 mm por detrás del parietal (Fig. 3.78). El proceso dorsomedial del parietal comprende la superficie dorsal de los parietales no afectada por las fosas supratemporales, la cual está finamente ornamentada.

A ambos lados del proceso dorsomedial del parietal, se desarrolla lateralmente la cresta nucal, que como en otros abelisáuridos es recta transversal al eje axial (Fig. 3.77). La cresta nucal de *Abelisaurus* se preserva de forma fragmentaria a ambos lados del proceso dorsomedial del parietal (Figs. 3.78, 3.79). Se trata de una cresta nucal transversal al eje axial y profunda (más de tres veces la altura del foramen magno), que en vista posterior tendría forma de abanico, como en *Carnotaurus* y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) (Fig. 3.80).

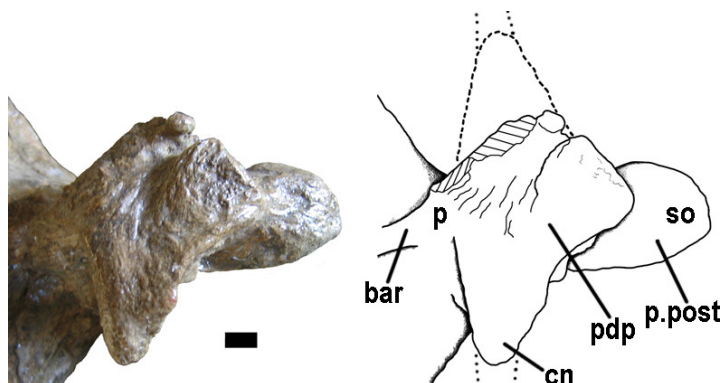


Fig. 3.78. *Abelisaurus comahuensis* (MPCA 11.098). Proceso dorsomedial del parietal en vista dorsal. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

En la cara posterior de la cresta nugal, a ambos lados de la prominencia o cresta supraoccipital, se observa un par de amplias depresiones de forma subcircular, similar a las presentes en *Carnotaurus* (MACN-CH 894) pero más nítidamente marcadas. Los bordes dorsales de estas depresiones delimitan un reborde de unos 19 mm de ancho en el margen de la cresta nugal (Figs. 3.79, 3.80). Las inserciones musculares de aquellos músculos que participan en los movimientos de dorsiflexión de la cabeza (Snively, 2006) se encontrarían, no ocupando toda la superficie de dichas depresiones, sino el sector correspondiente al reborde posterior de la cresta nugal. El ala posterolateral del parietal, preservada en forma muy fragmentaria, se apoya sobre el opistótico en la base del proceso paraoccipital, probablemente en forma similar a *Carnotaurus* (Fig. 3.79).

Anteriormente, el parietal contacta con el frontal, pero la sutura fronto-parietal no es visible debido al grado de fusión alcanzado (Fig. 3.77). El contacto fronto-parietal no está engrosado por depositación de hueso, como posiblemente ocurre en *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236), por lo que no es posible determinar su ubicación en la fosa supratemporal, cuya superficie es totalmente lisa. El contacto fronto-parietal se encuentra probablemente en *Abelisaurus* por delante del punto de inflexión que se genera en el techo por la protuberancia dorsal del parietal, que es donde se encuentra la sutura frontoparietal en *Majungasaurus* sp. (Sampson y Witmer, 2007). Ventralmente, el parietal contacta con el proótico y posiblemente con el sector posterior del lateroesfenoides, pero no hay suturas visibles por lo que no es posible determinar con exactitud dónde se encuentran dichos contactos.



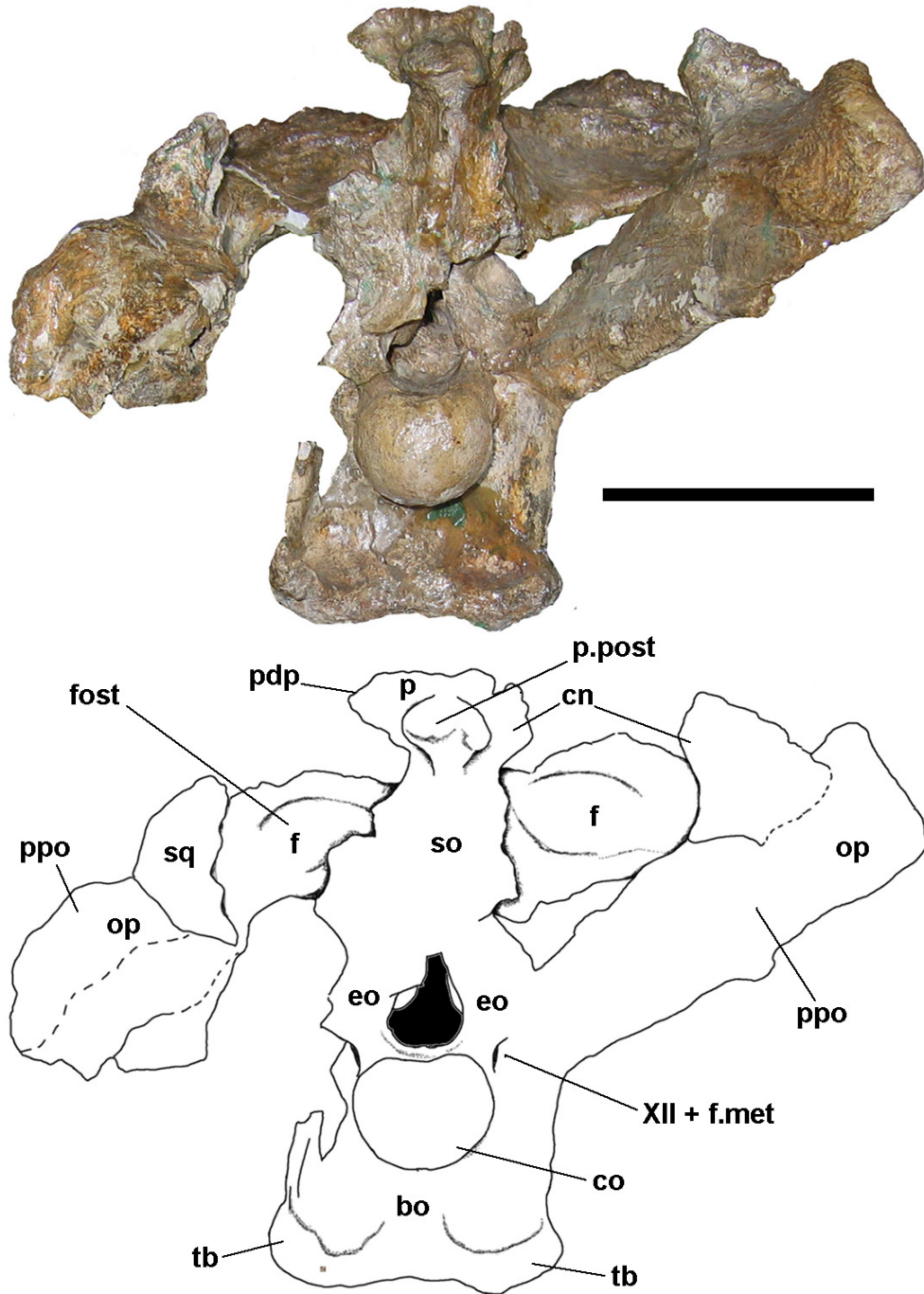


Fig. 3.79 *Abelisaurus comahuensis* (MPCA 11.098). Neurocráneo en vista posterior. Escala: 10 cm. Abreviaturas en pág. 19.

## Frontal

En *Abelisaurus*, el frontal se encuentra articulando con otros elementos craneanos además de los neurocraneanos. Contacta anteriormente con el nasal, anterolateralmente con el prefrontal, lateralmente con lagrimal y postorbital, y posteriormente con el parietal. El contacto con estos elementos, excepto con el parietal, es sumamente interdigitado en los sectores visibles (Fig. 3.77). Ventralmente, el frontal contacta con lateroesfenoides, orbitoesfenoides y esfenetmoides, todos elementos a los que el frontal está fuertemente fusionado por lo que no hay suturas visibles.

Ambos frontales están firmemente fusionados entre sí al menos superficialmente, de manera que no se distingue la sutura interfrontal, en parte también debido a la presencia de ornamentación. Los frontales pareados conforman un techo craneano de forma cuadrangular, sobre todo si no se toman en cuenta los procesos nasales, que son cortos (Fig. 3.77). Si bien el techo craneano es predominantemente plano, cada frontal se proyecta dorsalmente cerca del margen orbitario, formando un “domo”. Este combamiento se encuentra medialmente al punto donde el lagrimal y el postorbital se unen excluyendo al frontal de la formación del margen dorsal de la órbita. Las tomografías mostraron que internamente, el “domo” del frontal no es hueco, sino macizo. En *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236), los “domos” orbitales están presentes en los frontales pero mucho menos desarrollados. Tanto en *Abelisaurus* como en *Aucasaurus*, los “domos” orbitales se ubican topográficamente en el mismo lugar donde se encuentran las proyecciones en forma de “cuerno” de los frontales de *Carnotaurus* (MACN-CH 894). La ornamentación del frontal en *Abelisaurus* es bien marcada, similar a la presente en *Carnotaurus*. Consiste en un esculturamiento generado por pequeñas rugosidades y protuberancias globosas separadas por una red de pequeños surcos, unos más profundos que otros (Fig. 3.77).

Los frontales de *Abelisaurus* (MPCA 11.098) presentan una morfología similar a los frontales de *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236), si bien presentan un tamaño significativamente mayor que en ese último, tratándose en ambos casos de individuos adultos (como lo indica el grado de fusión entre los elementos del neurocráneo).

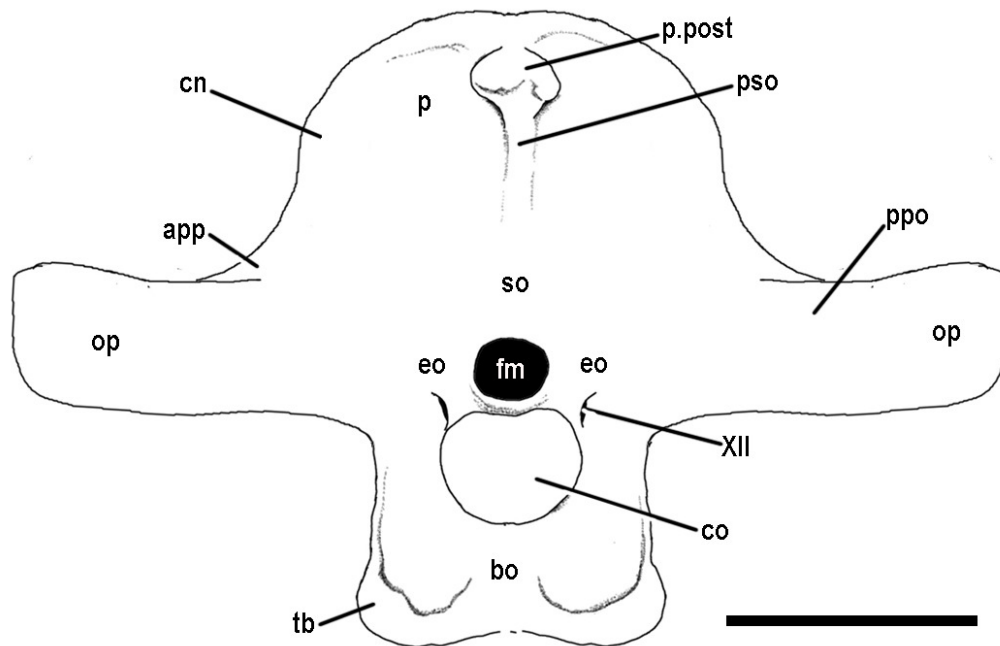


Fig. 3.80. *Abelisaurus comahuensis* (MPCA 11.098). Reconstrucción del neurocráneo en vista posterior. Escala: 10 cm. Abreviaturas en pág. 19.

Posteriormente, el frontal se encuentra dorsalmente excavado por las fosas supratemporales, que se destacan en el techo craneano por la ausencia de ornamentación en su superficie. Los márgenes mediales de las fosas supratemporales están próximos entre sí cerca del contacto con el parietal, donde son paralelos entre sí, pero divergen fuertemente de la línea media anteriormente, por lo que las fosas quedan anteriormente separadas por un sector triangular del frontal (Fig. 3.79). Esto ocurre de la misma forma en la mayoría de los Ceratosauria, por lo que probablemente se trate de una característica propia del clado (Sampson y Witmer, 2007). En *Abelisaurus*, el borde anterior de la fosa supratemporal es levemente curvo, y está bien excavado en el hueso. Allí, sobre la pared anterior de la fosa supratemporal, no se desarrolla una depresión oval formando un escalón como en *Aucasaurus* y, algo menos levemente marcado, en *Carnotaurus*. Cada fosa supratemporal es amplia, levemente más desarrollada axialmente que transversalmente. Tanto la pared medial como el piso de la fosa por delante de la fenestra supratemporal son inclinados y no horizontales como en *Herrerasaurus ischigualastensis* (PVSJ 407) o *Piatnitzkysaurus floresii* (PVL 4073).

Anterolateralmente el frontal contacta con el prefrontal mediante una sutura sumamente interdigitada que es más nítida en algunos sectores que en otros. Los frontales contactan con los nasales mediante un proceso nasal corto que cada frontal emite anteriormente. Estos procesos son triangulares y miden 45 mm de largo. Están separados entre si por 28 mm de sutura frontal-nasal transversal (Fig. 3.77).

Lateralmente el frontal contacta extensamente con el lagrimal y con el postorbital, mediante una sutura marcadamente interdigitada. El contacto sutural del frontal con estos elementos se observa con mayor nitidez dorsalmente que ventralmente (Fig. 3.81). El proceso postorbital del frontal no se proyecta marcadamente hacia fuera, sino que mas bien es continuo con el resto del margen lateral del frontal, como en los abelisáuridos *Aucasaurus*, y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), (en *Carnotaurus* es mas difícil de ver debido a la presencia de los “cuernos”), entre otros. En *Abelisaurus*, el lagrimal y el postorbital contactan entre sí excluyendo al frontal del margen dorsal de la órbita (Figs. 3.77, 3.81). Si bien la parte orbitaria del frontal no participa en la formación del margen de la órbita, sí conforma una bóveda orbitaria bien desarrollada. Esta porción orbitaria del frontal mide transversalmente desde la pared del neurocráneo hasta el contacto con el postorbital 55 mm de ancho, mientras que el ancho total de la bóveda orbitaria incluyendo el postorbital es de 115 mm (Fig. 3.81). Ventralmente, el contacto del frontal con los elementos lateroesfenoides y orbitoesfenoides, no es una sutura visible, mientras que el contacto del frontal con el complejo etmoidal es más nítido

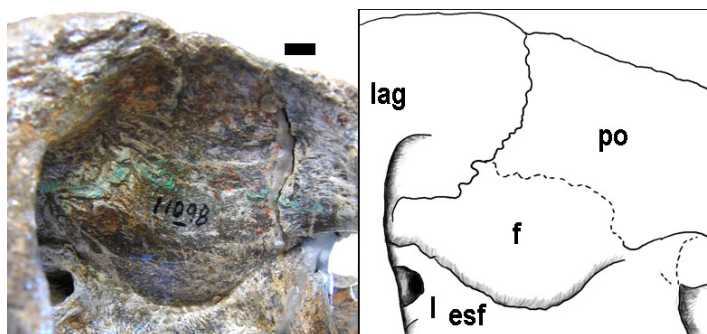


Fig. 3.81. *Abelisaurus comahuensis* (MPCA 11.098). Bóveda orbitaria izquierda en vista ventral. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

**Supraoccipital.**

El supraoccipital es un elemento de posición vertical en la región occipital, como en otros abelisáuridos (Figs. 3.79, 3.80). Es un elemento dorsoventralmente elongado y poco ancho, de forma subtriangular en vista posterior. Contacta anterolateralmente con el parietal y posteroventralmente con los exoccipitales. Debido al grado de fusión alcanzado entre estos elementos, no hay suturas visibles.

El supraoccipital se desarrolla dorsalmente por encima del foramen magno, alcanzando una altura que es aproximadamente tres veces la altura del foramen magno (Figs. 3.79, 3.80). La prominencia o cresta supraoccipital tiene bordes laterales rectos, marcados y afilados, como en *Carnotaurus* (MACN-CH 894). Conforman posteriormente una cresta medial y vertical que se engrosa distalmente por detrás de la cresta nuchal del parietal pero sin sobrepasarla dorsalmente (Fig. 3.79). La cresta supraoccipital emite posteriormente una proyección cónica de unos 30 mm de largo, como la presente en *Carnotaurus* y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), la cual está a su vez parcialmente cubierta por la proyección posteromedial del parietal (Fig. 3.78).

La ausencia de suturas visibles entre el supraoccipital y los exoccipitales, sumada a la presencia de fracturas importantes en el sector occipital del neurocráneo, impide determinar el grado de participación del supraoccipital en la formación del margen dorsal del foramen magno, si bien aparentemente lo haría de manera muy reducida. Esto último se infiere a partir de la posición de dos pequeñas protuberancias de los exoccipitales, dorsolaterales al foramen magno, que en este caso se ubican cerca de la línea media, restringiendo el espacio al supraoccipital entre las mismas (Fig. 3.79). En *Carnotaurus*, el grado de participación del supraoccipital en el margen dorsal del foramen magno se determina de la misma forma, mientras que en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) la participación del supraoccipital, si bien reducida, fue confirmada por las tomografías computadas.

Los forámenes para la vena cerebral *capitis dorsalis* no se observan en el neurocráneo de *Abelisaurus*, probablemente a causa de la mala preservación del material en el sector. En *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236), estos forámenes se

encuentran muy cercanos entre si, ubicados a ambos lados de la cresta supraoccipital, situación que también se observa en *Majungasaurus* (“vena cerebral medial” Sampson y Witmer, 2007).

### **Exoccipital-opistótico**

Entre el exoccipital y el opistótico no hay suturas visibles. En *Abelisaurus*, los exoccipitales contactan ventralmente con el basioccipital y dorsalmente con el supraoccipital, elementos a los que están fuertemente fusionados. El opistótico contacta ventralmente con el basioccipital a lo largo del tubérculo basal, anteriormente con el proótico y dorsalmente con el parietal.

El exoccipital conforma los márgenes laterodorsales del foramen magno, el cual está deformado por fracturas. Si bien la altura del foramen es difícil de determinar, el ancho del mismo no parece haber sufrido mayor deformación, midiendo aproximadamente de unos 50 mm. El foramen magno es menos ancho que el cóndilo occipital (Figs. 3.79, 3.80).

A ambos lados del cóndilo occipital, sobre el exoccipital, se desarrolla un pequeño receso de forma ovoidal, similar al presente en *Carnotaurus* (MACN-CH 894) y al parcialmente preservado en *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236), en donde abren dos forámenes. El foramen más cercano al cóndilo occipital corresponde a la salida para las ramas del nervio craneano XII, mientras que la abertura ubicada por delante de esta y de mayor diámetro corresponde al foramen metótico. En *Aucasaurus*, hay una sola foramen para el nervio XII pero el sector preservado del exoccipital es muy fragmentario como para asegurar que es el único foramen, mientras que en *Carnotaurus* se da la misma situación que en *Abelisaurus*, en donde se observa una única abertura con bordes mal preservados, en donde podrían estar confluyendo dos forámenes (ver más adelante). Sin embargo, sobre la cara medial del exoccipital, se observan por delante del umbral del foramen magno tres forámenes alineados, uno detrás del otro. Los dos más externos, de 3 mm y 2 mm de diámetro respectivamente, corresponden ambos a forámenes internos de las ramas del nervio XII (Figs. 3.82, 3.83). La presencia de dos forámenes internos para el XII no garantiza que haya dos

forámenes de salida en la superficie externa del exoccipital, como es el caso de algunos saurópodos titanosaurios que poseen en el exoccipital dos aberturas internas y una sola externa para las ramas del nervio craneano XII (Tidwell y Carpenter, 2003). Más internamente en la cavidad endocraneana, y ubicado anterodorsalmente a los otros dos, abre el foramen metótico interno, de 6 mm de diámetro, que no se localiza en un profundo receso (*fovea ganglii glossofaryngealis*) (Fig. 3.83). Por el momento, la presencia en *Abelisaurus* de dos forámenes para el nervio XII parece ser característica de este taxón entre los abelisáuridos. En *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) el molde endocraneano muestra solo una salida para el nervio craneano XII.

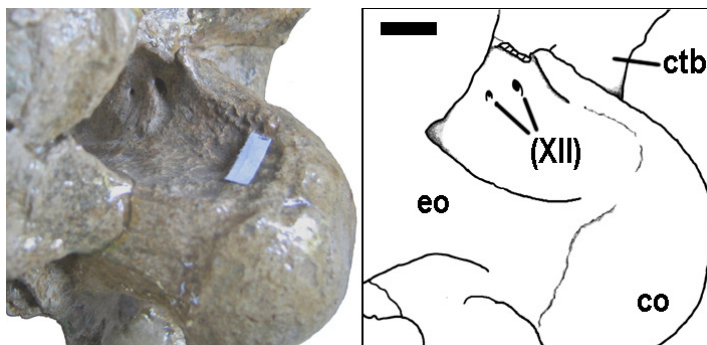


Fig. 3.82. *Abelisaurus comahuensis* (MPCA 11.098). Exoccipital derecho en vista medial. Detalle de los forámenes del nervio craneano XII. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

En *Abelisaurus*, el proceso paraoccipital se preserva completo solo del lado derecho, si bien desplazado por deformación (Fig. 3.79). Se trata de un proceso paraoccipital largo, delgado y poco profundo, presentando aproximadamente dos veces la altura del foramen magno (Figs. 3.79, 3.80). Los procesos paraoccipitales se proyectan marcadamente hacia atrás, más que en *Carnotaurus*, si bien esta proyección podría ser aparente, resultado de la deformación. Las fracturas en el proceso permiten determinar que se trata de una estructura maciza, como en el resto de los abelisáuridos estudiados. Los procesos paraoccipitales se expanden levemente distalmente pero no se inclinan posteroventralmente como en *Carnotaurus*, manteniéndose verticales a lo largo de toda su longitud. El borde ventral de la base del proceso paraoccipital se encuentra aproximadamente por debajo del nivel del

borde dorsal del cóndilo occipital, como en *Carnotaurus* (MACN-CH 894) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) (Fig. 3.80). La cara anterior del proceso paraoccipital es plana y lisa, y no hay un receso timpánico posterior desarrollado posteriormente al receso columelar (Figs. 3.83, 3.84).

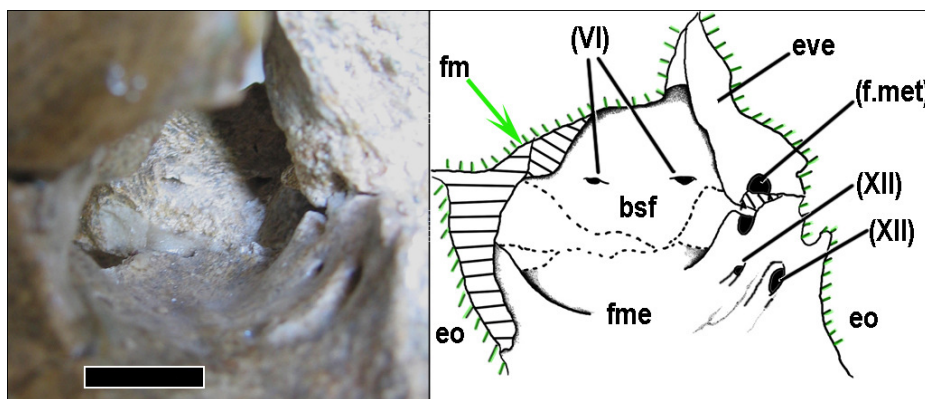


Fig. 3.83 *Abelisaurus comahuensis* (MPCA 11.098). Piso y pared lateral derecha de la cavidad endocraneana vistos a través del foramen magno (en verde). Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

El opistótico contacta anteriormente con el proótico, sobre la pared lateral del neurocráneo. Si bien no hay suturas visibles, el contacto está indicado por el receso columelar, que queda delimitado entre ambos elementos. El receso columelar está incompleto, y se observa mejor del lado derecho, que preserva las paredes posterodorsal y ventral (Fig. 3.85). Sobre el opistótico está marcado el surco columelar (*stapedial groove*), impresión dejada por la columela. Ventralmente a este surco, hay otro surco que comunica con lo que parece ser un pequeño foramen, el cual aparentemente comunica con la pared anterior del canal del foramen metótico. Una configuración semejante se observa en el ejemplar MCF-PVPH 411, donde se lo interpreta como el foramen de salida del nervio IX en la pared lateral del neurocráneo y no a través del foramen metótico posteriormente.

La *crista tuberalis* está fuertemente fusionada lateralmente a los tubérculos basales fusionados, de manera tal que no se distinguen suturas ni otro tipo de contacto entre la rama ventral del opistótico y el basioccipital. A diferencia de



*Carnotaurus* (MACN-CH 894), la *crista tuberalis* de *Abelisaurus* se curva suavemente hacia atrás (Fig. 3.79).

### **Basioccipital.**

El basioccipital contacta dorsalmente con los exoccipitales y anteriormente con el basiesfenoides. El grado de fusión alcanzado entre estos elementos es alto por lo que no hay suturas visibles, y los contactos se determinan indirectamente a partir de las estructuras que estos conforman y los forámenes craneanos que los atraviesan.

El basioccipital hace una pequeña contribución medial en el borde ventral del foramen magno, como puede deducirse a partir de cambios en el relieve del piso de la cavidad medular. Sobre la superficie del cóndilo occipital no se observan suturas entre el basioccipital y los exoccipitales, como tampoco en *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236) y *Carnotaurus* (MACN-CH 894). El cóndilo occipital es circular en vista posterior y es más ancho que el foramen magno (ver Tabla 2.3) (Figs. 3.79, 3.80). El borde ventral de cóndilo presenta un reborde bien marcado, producto de una constricción allí donde comienza el cuello del cóndilo. El cuello del cóndilo es corto y dorsalmente liso. Ventralmente presenta una cresta longitudinal medial baja, como en *Carnotaurus*, la cual está ausente en *Aucasaurus* y en *Ilokelesia* (MCF-PVPH 35).

Los tubérculos basales están completamente fusionados entre si formando una placa ósea, cuadrangular en vista posterior, que se proyecta verticalmente por debajo del cóndilo occipital (Figs. 3.79, 3.80). Los bordes laterales de la placa son paralelos y están fusionados de forma indistinguible con la *crista tuberalis*, que acompaña al proceso a lo largo de toda su extensión como en *Carnotaurus* (MACN-CH 894) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007). Posteriormente, la placa formada por los tubérculos basales fusionados presenta una suave concavidad a ambos lados de la línea media, generando un reborde vertical ubicado por debajo del cóndilo que no alcanza el borde distal de la placa. Estas concavidades podrían estar también asociadas con puntos de inserción de la musculatura del cuello, pero la ubicación de las mismas se corresponde en gran medida con los recesos subcondilares o paracondilares bien desarrollados presentes en otros terópodos (Witmer, 1997), pero

que están ausentes en los abelisáuridos. Distalmente los tubérculos fusionados muestran un engrosamiento cuya superficie presenta una textura diferente, indica la superficie de inserción para algunos de los músculos involucrados en los movimientos de dorsiflexión de la cabeza, como ocurre en los tiranosáuridos (Snively, 2006). El ancho transversal de la placa formada por los tubérculos basales y la *crista tuberalis* fusionados es de 10 cm, distancia mayor que el ancho del cóndilo. La distancia real entre los tubérculos, formados únicamente por el basioccipital posteriormente, sería algo menor que eso, pero no es posible determinar los contactos debido a la ausencia de suturas. Esta disposición de los elementos ventrales al cóndilo es característica de los abelisauroideos, estando presente además en *Carnotaurus* (MACN-CH 894), *Ilokelesia* (MCF-PVPH 35) en forma parcial, y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), entre otros. Una placa ósea en vez de tubérculos basales más o menos fusionados, estaría ofreciendo una mayor superficie de inserción para los músculos cervicales con el subsiguiente aumento de la movilidad de la cabeza en sentido dorso-ventral. Trae aparejado, la ausencia de recesos neumáticos en el sector occipital del basicráneo.

### **Basiesfenoides**

Como en el resto de los terópodos estudiados, el basiesfenoides en *Abelisaurus* conforma la mayor parte del piso de la fosa medular, en la cavidad endocraneana. Contacta posteriormente con el basioccipital, dorsalmente con el proótico, el lateroesfenoides y probablemente brevemente con el orbitoesfenoides, mientras que anteriormente está firmemente fusionado al paraesfenoides, el cual se preserva de forma fragmentaria. Las suturas entre el basiesfenoides y los elementos mencionados se han perdido por fusión, por lo que los contactos fueron determinados por comparación y utilizando forámenes craneanos.

Debido a la ausencia de suturas, no es posible determinar el grado de participación del basiesfenoides en la formación de los tubérculos basales, de los cuales probablemente forme solo el sector anterodistal, allí donde los tubérculos se ensanchan anteroposteriormente.

El receso basiesfenoidal está bien desarrollado, excavado ventralmente en el cuerpo del basiesfenoides por delante de la placa formada por los tubérculos basales fusionados. En *Abelisaurus* se trata de una cavidad neumática amplia y cónica, que se estrecha dorsalmente hacia el interior del cuerpo del basiesfenoides. La abertura ventral del receso basiesfenoidal es más ancha que larga, y está delimitada entre los tubérculos basales y los procesos basipterigoideos. No hay una vista ventral de basiesfenoides y el receso basiesfenoidal debido al montaje del material (que se encuentra en exhibición en una sala del Museo Ameghino, Cipolletti). La forma y extensión del receso basiesfenoidal se reconocen a partir de las abundantes rupturas en las paredes laterales del basiesfenoides permiten observar dorsoanteriormente esta cavidad interna. La pared anterior del receso basiesfenoidal está formada por la delgada lámina ósea que une transversalmente ambos procesos basipterigoideos y que separa además este receso del receso subselar (Fig. 3.88).

En *Abelisaurus*, el receso subselar se desarrolla ventralmente en el basiesfenoides por delante del receso basiesfenoidal. Solo la pared posterior y fragmentos de las paredes laterales del receso están preservados en el material. Es una profunda cavidad neumática cuyo desarrollo anterodorsal abarca parte del sector ventral al proceso cultriforme, por lo que el receso se observa parcialmente en una vista anterior, como en el resto de los abelisáuridos estudiados. Como fuera mencionado anteriormente, la pared posterior del receso subselar es la lámina ósea que une los procesos basipterigoideos, la cual presenta una fractura que separa el receso en dos partes, una dorsal y otra ventral (Fig. 3.84). El sector del receso inferior a la fractura mide 33 mm de altura mientras que el sector dorsal mide 11 mm de alto, por lo que la altura total del receso es de al menos unos 45 mm de altura. El receso subselar es una cavidad neumática de forma cónica que se orienta verticalmente en el basiesfenoides, ubicado justo por debajo de la fosa pituitaria, con la cual no está comunicada dorsalmente. La abertura del receso subselar mide 40 mm transversalmente, y se reduce dorsalmente hasta los 5 mm. Este receso está bien desarrollado en *Abelisaurus* y se observa también en *Carnotaurus* (MACN-CH 894) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007).

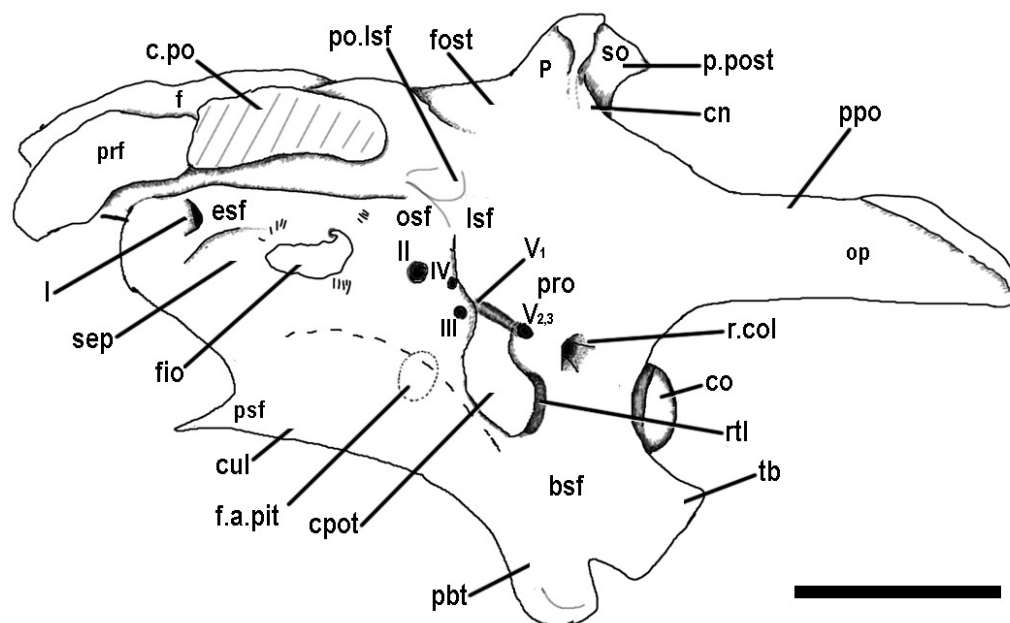


Fig. 3.84. *Abelisaurus comahuensis* (MPCA 11.098). Reconstrucción del neurocráneo en vista lateral izquierda. Escala: 10 cm. Abreviaturas en pág. 19.

Los procesos basipterigoideos de *Abelisaurus* son proyecciones ventrolaterales del basiesfenoides, bien definidas desde el basicráneo, cuya cara lateral es plana y lisa. (Figs. 3.83, 3.88). Se proyectan lateroventralmente y de forma marcadamente divergente, a diferencia de *Carnotaurus* (MACN-CH 894) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), donde la distancia entre los procesos basipterigoideos no supera el ancho de la placa formada por los tubérculos basales fusionados (Fig. 3.88). En *Abelisaurus*, la distancia transversal entre los procesos basipterigoideos es mayor que la distancia entre los tubérculos basales (ver Tabla 2.3). Los procesos basipterigoideos se proyectan proximalmente en forma lateral, si bien los extremos distales, ensanchados en sentido anteroposterior, se curvan levemente hacia atrás. Cada proceso ofrece ventralmente dos facetas de articulación con el hueso pterigoides. Los extremos distales de los procesos basipterigoideos en *Abelisaurus*, se encuentran en un nivel muy inferior al cóndilo occipital, como en *Carnotaurus*.

El proceso cultriforme no se preservó en *Abelisaurus* (MPCA 11.098), estando fracturado por la base, formada probablemente por el basiesfenoides. Se

observa anteriormente en el basiesfenoides dos láminas truncas, proyectadas dorsalmente, las cuales forman a su vez las paredes laterales incompletas del receso subselar. La unión medial de estas láminas habría conducido a la base del proceso cultriforme, el cual se habría desarrollado aproximadamente alineado con el cóndilo occipital (Fig. 3.84). Restos de lo que aparentemente es el borde dorsal del proceso cultriforme, se observan fusionados al septo interorbitario osificado (Fig. 3.88).

Las paredes posterior y laterales de la fosa pituitaria se preservaron, dando una idea de la morfología y tamaño de esta cavidad. En la pared posterior de la fosa se desarrolla una cavidad menor, circular y profunda, la cual habría estado ocupada por el cuerpo de la glándula pituitaria. Allí, las carótidas internas ingresan a la fosa pituitaria a través de forámenes separados. Cada foramen es grade, de unos 4 mm de diámetro, y comunica con un canal que recorre aproximadamente 7 mm de espesor de hueso para desembocar en el foramen ubicado en la parte más anterodorsal del receso timpánico lateral, foramen a través del cual la carótida interna ingresa al basicráneo (Fig. 3.86). Dorsolateralmente a la cavidad donde desembocan las arterias carótidas internas, se encuentran los forámenes de salida del nervio craneano VI, los cuales atraviesan el piso de la cavidad endocraneana y penetran en la fosa pituitaria en su camino al exterior (Fig. 3.88). Debido a esto, no se observan los forámenes de salida del nervio VI sobre la cara lateral del basicráneo, como tampoco ocurre en *Carnotaurus* (MACN-CH 894) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007). En *Abelisaurus*, la cavidad o fosa pituitaria es vertical y se orienta levemente hacia atrás. La pared anterior de la fosa estaba formada por la unión de las paredes laterales, las que confluían en una lámina medial anterior en continuidad con el septo interorbitario osificado. Entre las paredes laterales y la pared medial anterior de la fosa pituitaria, queda delimitada una abertura, la fenestra pituitaria anterior (ver glosario). Los bordes de esta fenestra están muy fracturados, y solo el margen anterodorsal se conserva en *Abelisaurus* (MPCA 11.098). En este margen, hay un pequeño foramen, posiblemente vascular. Los márgenes de la fenestra pituitaria anterior se encuentran preservados en *Carnotaurus* (MACN-CH 894). En *Majungasaurus* los autores denominan a esta abertura anterior a la fosa pituitaria como “foramen para la arteria esfenoidal” (Sampson y Witmer, 2007).

Endocranealmente, en el sector más anterior del piso de la fosa medular, se observan, a unos 15 mm por detrás del *dorsum sellae*, el par de forámenes internos a través de los cuales el nervio craneano VI abandona la cavidad endocraneana para penetrar en la fosa pituitaria. Estos forámenes tienen forma de ojo, miden unos 3 mm de ancho transversal y están separados entre si por 10 mm de hueso (Fig. 3.83).

En *Abelisaurus*, el receso timpánico lateral es una cavidad neumática bien desarrollada y de bordes netos, excavada en la pared lateral del basiesfenoides. Este receso está subdividido por un septo posteroventralmente inclinado en dos depresiones menores, una anterodorsal y otra posteroventral de menor tamaño (Figs. 3.84, 3.86). Este último receso se encuentra a su vez dividido por un leve septo horizontal en una parte dorsal y otra ventral. La arteria carótida interna penetra en el basicráneo a través de un foramen oval ubicado anterodorsalmente sobre la pared medial de la depresión más anterodorsal del receso timpánico lateral, sector que está parcialmente recubierto lateralmente por la cresta preótica (Fig. 3.86). La separación del receso timpánico lateral en subrecesos se observa también en *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073; Rauhut, 2004) y en *Troodon* sp. (Currie y Zhao, 1993a).

### **Proótico.**

El proótico es fragmentario y se preserva solo en algunos sectores del neurocráneo. Contacta dorsalmente con el parietal, posteriormente con el opistótico, anteriormente con el lateroesfenoides y ventralmente con el basiesfenoides, si bien no hay suturas visibles entre estos elementos.

En *Abelisaurus*, el contacto proótico-opistótico se infiere a partir de la ubicación de la abertura del receso columelar, que está delimitado entre ambos elementos en todos los terópodos. En el lado derecho, mejor preservado del neurocráneo, se reconocen los bordes dorsal, posteromedial y ventral del receso columelar, ubicado por detrás de los forámenes craneanos V y VII (Fig. 3.85).

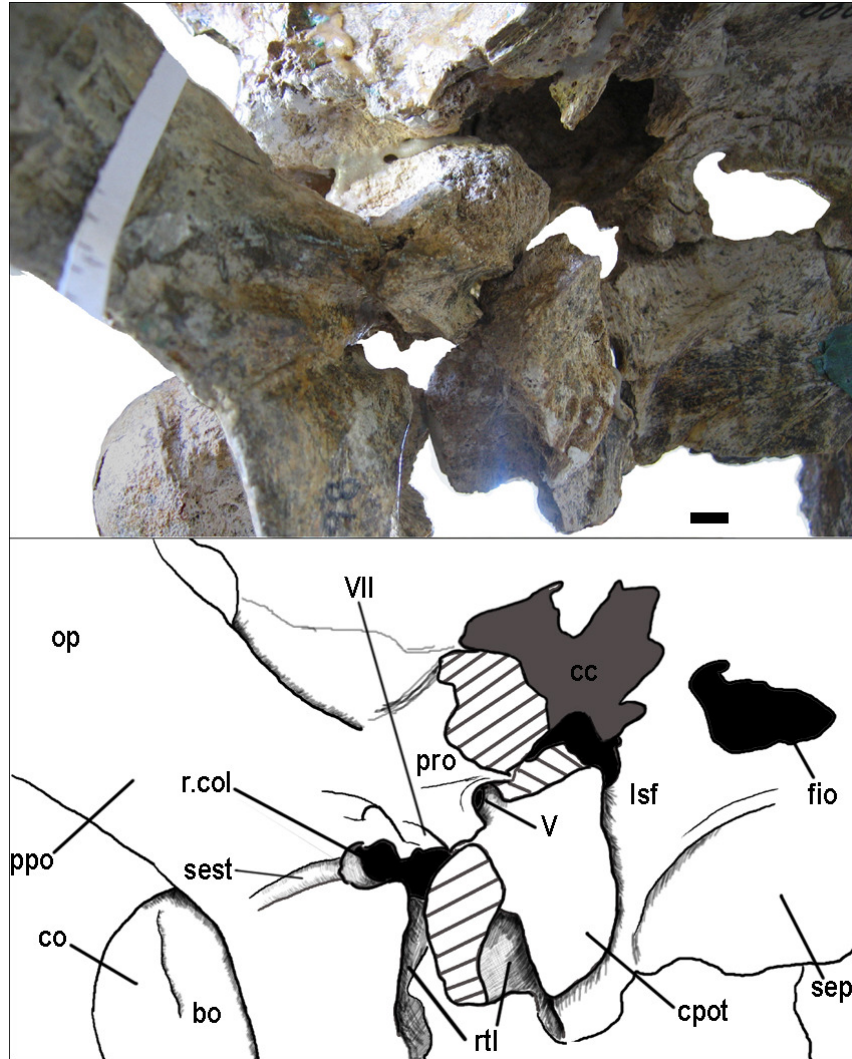


Fig. 3.85. *Abelisaurus comahuensis* (MPCA 11.098). Sector posterior del neurocráneo en vista lateral derecha. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

Anteriormente, el contacto del proótico con el lateroesfenoides está indicado por el foramen maxilomandibular ( $V_{2,3}$ ) del nervio Trigémico, cuya rama oftálmica ( $V_1$ ) tiene una abertura separada (probablemente incluida en el lateroesfenoides), como en *Carnotaurus* (MACN-CH 894) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007). El foramen  $V_{2,3}$  se preserva en forma parcial. Es un foramen probablemente circular, de unos 10 mm de diámetro que se ubica aproximadamente al mismo nivel que la cresta nugal y posterodorsalmente a la cresta preótica (Fig. 3.84). Anterodorsalmente al foramen  $V_{2,3}$  corre un surco profundamente marcado en el proótico-lateroesfenoides? que corresponde a la rama oftálmica (ver lateroesfenoides

más adelante) (Fig. 3.86). La ubicación más dorsal del foramen  $V_{2,3}$  con respecto al receso columelar es aparente, y se debe a un corrimiento por fractura del material. El foramen del nervio craneano VII, incluido íntegramente en el proótico, se preserva parcialmente del lado derecho del neurocráneo, ubicado posteroventralmente al foramen  $V_{2,3}$ . (Fig. 3.85). Allí, solo el margen dorsal del foramen se preserva, siendo esto suficiente para determinar el diámetro del mismo en unos 4 mm.

La cresta preótica está conformada principalmente por el proótico y se preserva casi completa en ambas caras del neurocráneo de *Abelisaurus* (MPCA 11.098). Está bien desarrollada, como en *Carnotaurus* (MACN-CH 894), conformando una proyección laminar, de forma alar (Figs. 3.84, 3.85). La cresta se proyecta posteroventralmente y distalmente se separa de la pared lateral del neurocráneo cubriendo parcialmente el receso timpánico lateral, y más internamente el foramen de la carótida interna (Fig. 3.86). Dorsalmente a la cresta preótica corre anteroposteriormente el surco dejado por la rama oftálmica del Trigémino.

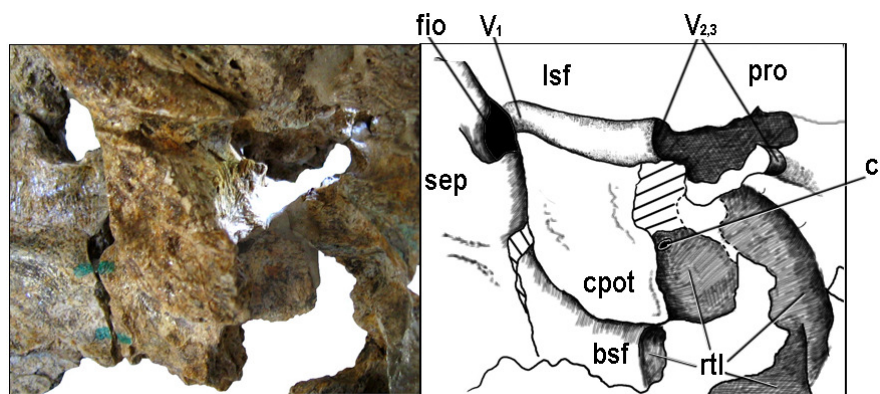


Fig. 3.86. Proótico, lateroesfenoides y basiesfenoides en vista lateral izquierda. Detalle del surco de la rama oftálmica y receso timpánico lateral. Escala: 5 cm. Abreviaturas en pág. 19

Endocranealmente, sobre la cara anterior de la eminencia medular, está el receso flocular. Este receso es alargado y en forma de ocho, debido a la presencia de una constricción medial, como que en *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236, Fig. 3.99) y en el tiranosáurido *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01), si bien la constricción en *Abelisaurus* no es tan marcada como en estos últimos. En *Abelisaurus*, el receso



flocular mide unos 9 mm de longitud, siendo el lóbulo inferior de mayor tamaño y profundidad que el lóbulo superior. El eje mayor del receso está posteroventralmente inclinado, como en *Aucasaurus*. El receso flocular esta estrechamente relacionado con el canal semicircular anterior del oído interno, al que básicamente rodea, por lo que es un buen indicador de la ubicación del laberinto óseo del oído interno.

### **Lateroesfenoides.**

El lateroesfenoides conforma un sector importante de la pared lateral del neurocráneo de los terópodos, pero se preserva de manera fragmentaria en *Abelisaurus* (MPCA 11.098) (Figs. 3.83, 3.84). Contacta dorsalmente con el frontal al que esta fuertemente fusionado, ventralmente con el basiesfenoides y posteriormente con el proótico. Anteriormente probablemente contacta con parte del orbitoesfenoides, pero este sector está muy dañado y tampoco se preservan los forámenes de los nervios craneanos III y IV, los cuales son de utilidad para identificar el contacto entre ambos elementos (Currie, 1997a).

El proceso postorbital del lateroesfenoides es una estructura deprimida y poco conspicua. Se trata de un proceso en forma de dedo, hemi-cilíndrico, que se proyecta transversal y lateralmente desde la pared del neurocráneo sin sobrepasar distalmente el borde lateral del frontal. Se ubica dorsalmente por encima de la cresta preótica, quedando separado de esta por el surco dejado por la rama oftálmica del Trigémino, que corre anteroposteriormente sobre parte del laterosfenoides.

El contacto del lateroesfenoides con el proótico no es una sutura visible, por lo que está indicado por el foramen  $V_{2,3}$  del cual el proótico conforma el margen anterior y probablemente el anterodorsal. La rama oftálmica ( $V_1$ ) corre anteroposteriormente desde el borde anterior del foramen  $V_{2,3}$  dejando sobre el lateroesfenoides un surco importante en diámetro y longitud (Fig. 3.86). Este surco de 10 mm de diámetro, corresponde a la pared medial del canal utilizado por la rama oftálmica para atravesar el lateroesfenoides y salir a través del foramen  $V_1$ , que se encuentra en el extremo anterior del mismo (de 8 mm de diámetro). Este surco corre

a lo largo de 45 mm, a diferencia de *Carnotaurus* (MACN-CH 894), donde el foramen  $V_1$  abre inmediatamente por delante del foramen  $V_{2,3}$ .

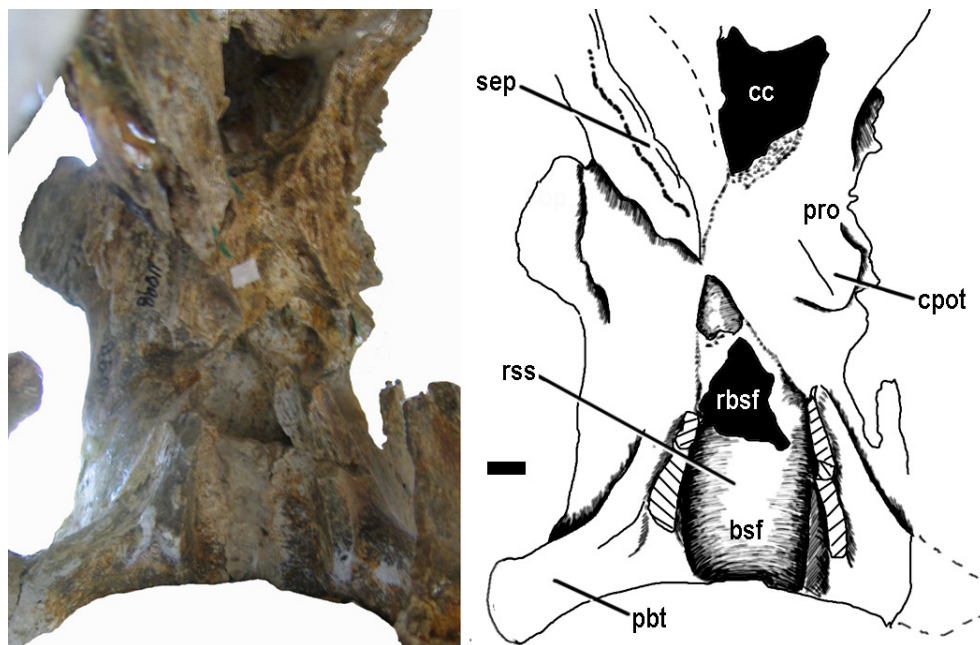


Fig. 3.87. *Abelisaurus comahuensis* (MPCA 11.098). Neurocráneo en vista anterior. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

### Orbitoesfenoides

El orbitoesfenoides se preserva fragmentariamente en el neurocráneo de *Abelisaurus*. Contacta dorsalmente con el frontal, posteriormente con el lateroesfenoides y anteriormente con los elementos etmoidales osificados que cierran la cavidad del tracto olfatorio (esfenetmoides y septoesfenoides?). Debido a que no existen suturas visibles entre estos elementos, no hay límites identificados para el orbitoesfenoides excepto en los alrededores del foramen del nervio craneano II (Óptico), el cual está incluido íntegramente en el orbitoesfenoides en el resto de los terópodos estudiados. El margen anterior del foramen craneano II se observa del lado izquierdo (Fig. 3.88) y no es confluyente con el foramen del otro lado. En *Carnotaurus* (MACN-CH 894) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) hay forámenes separados para el nervio II, lo cual pueda ser simplemente una

consecuencia directa de la presencia de un septo interorbitario osificado, situación que se repite en *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) y en *Ceratosaurus* (MWC 1).

### **Septo interorbitario**

El septo interorbitario en *Abelisaurus* es una lámina osificada, fusionada dorsalmente con el complejo etmoidal y posteriormente con el orbitoesfenoides y el basiesfenoides (Fig. 3.88). El septo está incompleto anteroventralmente, allí donde estaba el contacto con el proceso cultriforme. El espesor máximo del septo interorbitario es de 12 mm. En el sector ventral del septo interorbitario se observa sobre la fractura que la lámina está formada por dos delgadas capas de hueso fusionadas en el plano sagital, las que podrían representar en ese sector los restos mas dorsales del proceso cultriforme (Figs. 3.87, 3.88). Dorsalmente a esta fractura se observa sobre ambas caras del septo interorbitario un reborde longitudinal que corre anteroposteriormente, levemente cóncavo hacia abajo, por encima del cual la superficie del hueso muestra una serie de estrías bien marcadas. Estas estrías están cerca del contacto del septo interorbitario con el esfenetmoides-septoesfenoides?, lo cual reafirma la posibilidad de que el sector ventral del septo corresponda al proceso cultriforme. En *Carnotaurus* (MACN-CH 894) el septo interorbitario también presenta una textura diferente a la del resto de los elementos óseos, lo cual permite reconocer el límite entre este y el proceso cultriforme.

Posteriormente, el septo interorbitario forma el margen anterior de una fenestra ubicada dorsalmente, de tamaño importante, que atraviesa el septo lado a lado (Fig. 3.88). Esta fenestra se corresponde con la denominada “ventana interorbitaria” en *Majungasaurus* por Sampson y Witmer (2007), la cual no está presente en *Carnotaurus* (MACN-CH 894). Posteroventralmente, el septo conforma los bordes ventral, anterior y dorsal de la fenestra pituitaria anterior, la cual comunica con la fosa pituitaria, como en *Carnotaurus* y en *Majungasaurus* (“foramen para la arteria esfenoidal” de Sampson y Witmer, 2007). Dorsalmente a la fenestra, hay un pequeño foramen que comunicaba con la fosa pituitaria y habría correspondido a un elemento vascular.

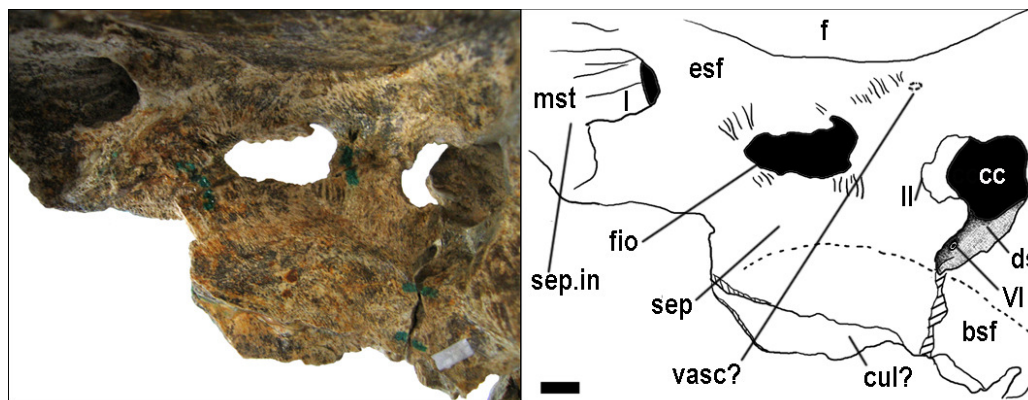


Fig. 3.88. *Abelisaurus comahuensis* (MPCA 11.098). Elementos etmoidales y septo interorbitario en vista lateral izquierda. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

### Complejo etmoidal (esfenetmoides + mesetmoides)

El complejo etmoidal encierra la cavidad del tracto olfatorio (esfenetmoides) y la cavidad de los bulbos olfatorios, la cual está separada sagitalmente por un septo medial (mesetmoides). Debido al grado de fusión alcanzado en *Abelisaurus* y la consecuente ausencia de suturas, no es posible determinar si las paredes de la cavidad del tracto olfatorio están formadas solo por el esfenetmoides o si hay un septoesfenoides intercalado entre este y el orbitoesfenoides, misma situación que se repite en *Carnotaurus* (MACN-CH 894), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Ceratosaurus* (MWC 1) y en los carcharodontosáuridos *Carcharodontosaurus saharicus* (SGM-Din 1), *C. iguidensis* (Brusatte y Sereno, 2007) y *Giganotosaurus carolinii* (MUCPV-CH 1).

Dorsalmente el esfenetmoides contacta con el frontal, al que está firmemente fusionado, y ventralmente se fusiona al septo interorbitario osificado. En *Abelisaurus* (MPCA 11.098), las tomografías muestran que el esfenetmoides tiene forma de U en el sector correspondiente al tracto olfatorio, por lo que es el frontal el que techas dorsalmente esa cavidad (Fig. 3.89). Sin embargo, en el sector correspondiente a la cavidad de los bulbos olfatorios, el esfenetmoides se cierra dorsalmente como un anillo, excluyendo al frontal del techo de dicha cavidad. El septo internasal (mesetmoides) que separa las dos cavidades ocupadas por los bulbos olfatorios, está fuertemente fusionado al esfenetmoides, y se proyecta anteriormente por delante de este a lo largo de unos 40 mm, siempre adosado ventralmente al frontal (Fig. 3.88).

Esta misma disposición de los elementos etmoidales se repite en *Carnotaurus* (MACN-CH 894) y en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), y se observa en las tomografías de los carcharodontosáuridos *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) y *Carcharodontosaurus* (SGM-Din 1).

En *Abelisaurus*, el foramen craneano I es grande y de forma subtriangular, con la abertura orientada anteriormente. Está separado del foramen craneano II por 75 mm de hueso, distancia relativamente menor que la observada entre los forámenes craneanos I y II en *Carnotaurus* (MACN-CH 894) (Fig. 3.88). Sobre la cara lateral del esfenetmoides, ubicado anterodorsalmente al foramen craneano II, hay un pequeño foramen que corresponde a un elemento de vascularización del tracto olfatorio (Fig. 3.88). Forámenes vasculares similares se observan en los neurocráneos de *Carnotaurus* (MACN-CH 894) y en *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1).

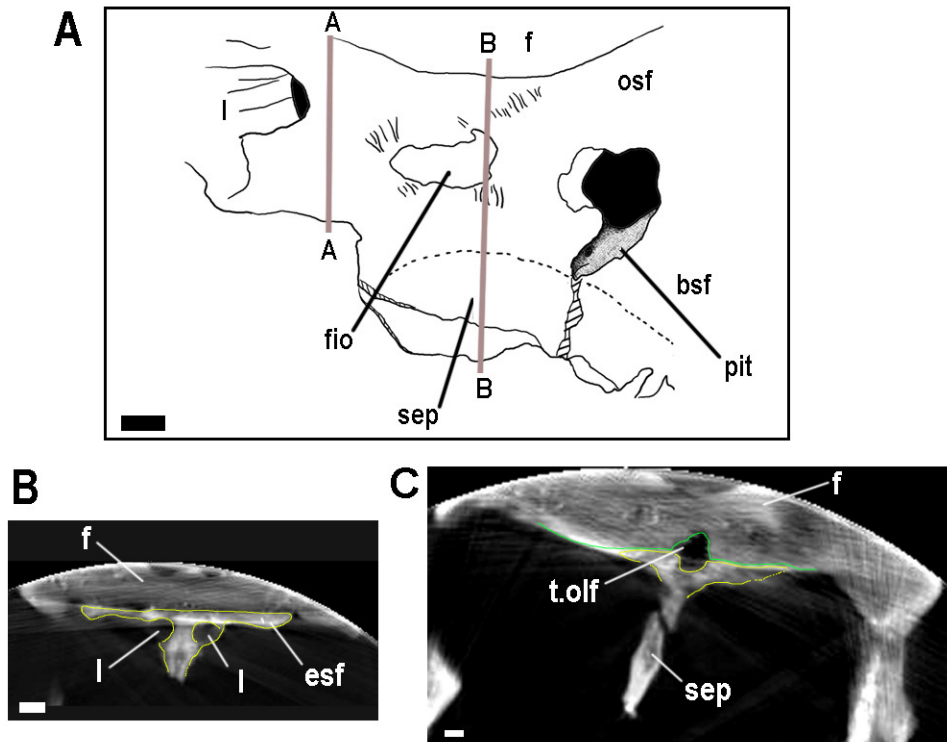


Fig. 3.89. *Abelisaurus comahuensis* (MPCA 11.098). Elementos etmoidales en vista lateral izquierda indicando los cortes tomográficos (A). Tomografía, corte coronal del frontal (verde) y esfenetmoides (amarillo) al nivel de la cavidad de los bulbos olfatorios (A); al nivel de la cavidad del tracto olfatorio (B). Escala 1 cm. Abreviaturas en pág. 19

#### 4.2.8. *Aucasaurus garridoi*



Fig. 3.90. *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH 236). Reconstrucción del cráneo (sin mandíbulas) en vista lateral izquierda (Museo “Carmen Funes”). Escala: 10 cm.

#### Paleontología Sistemática

THEROPODA Marsh, 1881

ABELISAUROIDEA Novas, 1989

ABELISAUROIDEA Bonaparte y Novas, 1985

CARNOTAURINAE Sereno, 1998

CARNOTAURINI Coria, Chiappe y Dingus, 2002

*Aucasaurus garridoi* Coria, Chiappe y Dingus, 2002

(Figs. 3.90-3.99)

**Material:** MCF-PVPH 236. El material estudiado del ejemplar holotipo corresponde a un neurocráneo parcial, del que se preservan el techo craneano (parietales y frontales) y fragmentos de supraoccipital, exoccipitales, basioccipital, proóticos, lateroesfenoides? y orbitoesfenoides?

**Localidad y Horizonte:** Sitio “Auca Mahuevo” (Chiappe *et al.*, 1998), en cercanías de la Mina La Escondida, noreste de la Provincia de Neuquén, Argentina (Coria *et al.*, 2002). Miembro Anacleto de la Formación Río Colorado (Campaniano), Cretácico Superior (Dingus *et al.*, 2000).

### **Descripción**

El sector mejor preservado del neurocráneo de *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236) es el techo craneano, formado básicamente por ambos frontales y parte de los parietales. El resto de los elementos neurocraneanos se preservan de manera fragmentaria, consistiendo en fragmentos de exoccipital y basioccipital en el cóndilo occipital aislado, ambos proóticos, parte del basiesfenoides, un fragmento de proceso paraoccipital?, porciones dorsales del lateroesfenoides y orbitoesfenoides?, parte dorsal del supraoccipital y parte posterodorsal del parietal. A pesar del alto número de fracturas que presenta el material, la calidad de preservación del mismo es muy buena. Las suturas entre los distintos elementos que conforman el neurocráneo son muy difíciles de ver debido en parte a las numerosas fracturas pero también al grado de fusión alcanzado entre los mismos, lo que indica que el material corresponde a un individuo adulto.

### **Frontal.**

Los frontales están casi completos, excepto por los procesos nasales que están ausentes por fractura. Cada frontal contacta posteriormente con el parietal y ventralmente con el lateroesfenoides y el orbitoesfenoides? (con dudas), no habiendo suturas visibles con estos elementos debido al grado de fusión alcanzado. Lateralmente el frontal presenta superficies de contacto con otros elementos craneanos (no neurocraneanos) como el lagrimal, postorbital y prefrontal, y anteriormente con el nasal. Los frontales de *Aucasaurus* son elementos relativamente grandes, robustos y axialmente largos, si bien el par de elementos conforma un techo craneano que es cuadrangular en vista dorsal, como en otros abelisáuridos (e.g. *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y *Carnotaurus* (MACN-CH 894)) (Fig. 3.91).

La superficie dorsal de los frontales está sumamente ornamentada, de forma similar a la ornamentación presente en *Abelisaurus* y *Carnotaurus*, consistente en una textura rugosa, que vista en detalle, corresponde a una densa cantidad de surcos, ramificados o paralelos, que separan protuberancias de distinto tamaño (Fig. 3.91). Esta ornamentación no es simétrica a ambos lados de la línea media, y tampoco es homogénea en toda la superficie del frontal, habiendo una mayor concentración de



gránulos en el sector anterior y medial de los frontales, mientras que se vuelve menos conspicua en los extremos laterales y posteriormente, entre las fosas supratemporales. El sector del techo craneano formado por los frontales es básicamente plano, si bien medialmente (sobre la línea media y a ambos lados de ésta) está deprimido con respecto a los laterales. Esta diferencia se debe a que los márgenes laterales en la región orbital, están más elevados que la región interorbital, por lo que en vista anterior o posterior el techo craneano presenta una forma levemente cóncava (Fig. 3.94). Los frontales de *Aucasaurus* no presentan proyecciones dorsales en forma de cuerno ya sean pares o impares como las presentes en *Carnotaurus* y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) respectivamente, ni tampoco forman un par de “domos” laterales tan prominentes como los presentes en *Abelisaurus*.

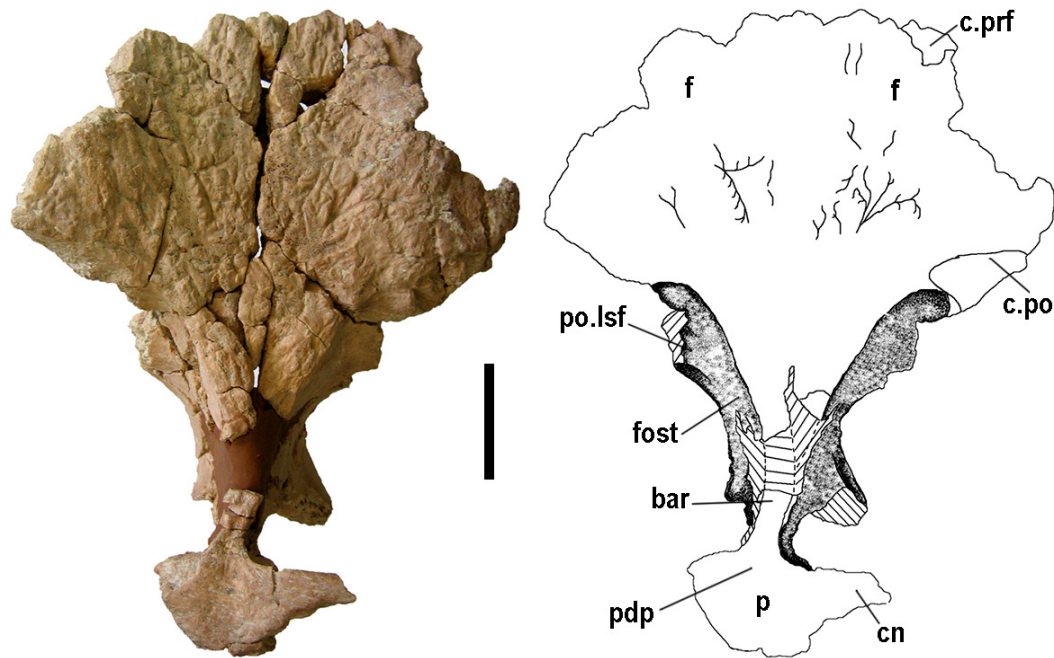


Fig. 3.91. *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH 236). Neurocráneo en vista dorsal. Escala: 5 cm. Abreviaturas en pág. 19.

El frontal de *Aucasaurus* es un elemento robusto, que alcanza 23 mm de espesor sobre el contacto interfrontal. Según Sereno *et al.*, (2004) tanto el engrosamiento (o aumento de la robustez) del frontal, como la presencia de



ornamentación y el desarrollo de estructuras como las proyecciones en forma de cuerno, son características propias de los abelisáuridos más derivados, particularmente de los del Cretácico más tardío, si bien hay algunas excepciones en cuanto a la presencia de ornamentación. La ausencia de estructuras ornamentales hipertrofiadas en forma de cuerno en el frontal de *Aucasaurus*, lo diferencia de *Carnotaurus* (MACN-CH 894) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) y lo acerca a *Abelisaurus* (MPCA 11.098), *Ekrixinatosaurus* (MUCPV 294) y el abelisáurido indeterminado MMCH-PV 49 (Canale *et al.*, 2006).

La sutura interfrontal no se distingue en el techo craneano de *Aucasaurus*, al igual que ocurre en otros abelisáuridos con frontal preservado, debido en parte al grado de fusión alcanzado pero también a la presencia de ornamentación, la cual desarrolla una película de hueso sobre el contacto interfrontal (Fig. 3.91). Sin embargo, si bien cuando los frontales están articulados no se observa la sutura interfrontal, los frontales separados durante el rescate del material, mostraron en la cara medial claros restos de la superficie de contacto con su contraparte, a modo de estrías dispuestas dorsoventralmente. Una situación similar se da en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), en donde si bien la sutura interfrontal es poco visible superficialmente, las tomografías mostraron que los frontales no están fusionados entre sí. En *Aucasaurus*, la fusión entre los elementos es solo parcial, a la vez que la ornamentación de la superficie del hueso contribuye a ocultar la sutura interfrontal. Esta delgada capa de hueso que desdibuja la sutura interfrontal, se corresponde probablemente con la mineralización de los elementos subcutáneos a la que hacen referencia algunos autores (Hieronimus y Witmer, 2004; Sampson y Witmer, 2007).

Posteriormente, la superficie dorsal de los frontales está excavada por las fosas supratemporales, que se destacan por la ausencia de ornamentación (Fig. 3.91). La fosa supratemporal, está muy bien demarcada en el sector posterior de cada frontal, ocupando aproximadamente el 40% del largo total del elemento, como en otros abelisáuridos. Probablemente esta característica no tenga una significancia filogenética, ya que podría solo reflejar la presencia de gran cantidad de musculatura temporal en animales que alcanzaban grandes tamaños. Los márgenes mediales de las fosas supratemporales divergen entre si anteriormente, alejándose de la línea

media, por lo que la barra sagital se ensancha formando un triángulo de hueso que separa ambas fosas anteriormente, como en otros abelisáuridos (Fig. 3.91). El margen anterior de la fosa supratemporal es principalmente transversal, sobre todo lejos de la línea media. La superficie de la fosa supratemporal es lisa, con solo apenas unas pequeñas estriaciones, dejadas probablemente por las inserciones musculares. El piso de la fosa supratemporal por delante de la fenestra supratemporal no es horizontal, sino que está fuertemente inclinado lateroventralmente, indicando que la fenestra supratemporal no era mucho menor en tamaño que la fosa supratemporal.

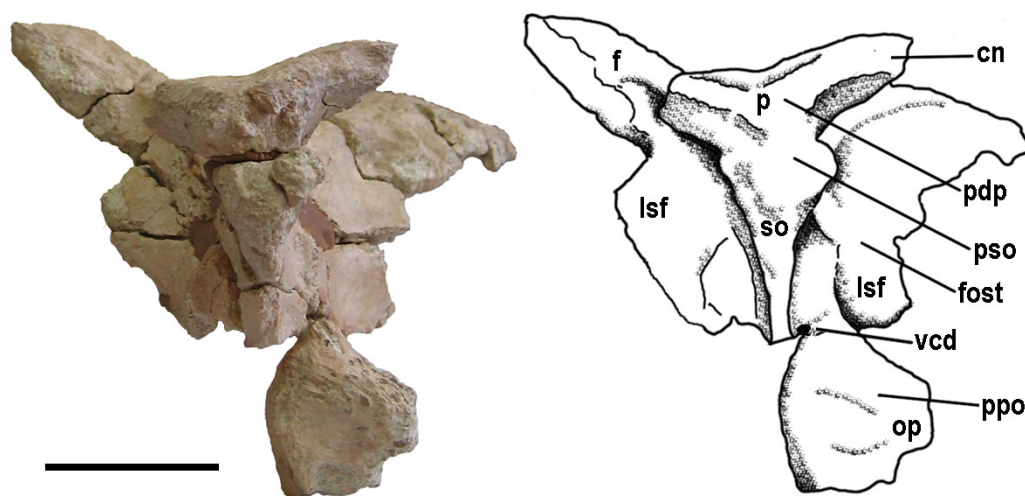


Fig. 3.92. *Aucasaurus garridoï* (MCF-PVPH 236). Neurocráneo en vista dorsal. Escala: 5 cm. Abreviaturas en pág. 19.

Sobre la pared anteromedial de la fosa supratemporal, corre anterodorsalmente un delgado reborde de hueso, suavemente curvo, que delimita posteriormente un hundimiento sobre la pared anterior de la fosa supratemporal (Fig. 3.93). Este hundimiento oval poco profundo, genera una especie de escalón en la pared de la fosa, presente también en *Carnotaurus* y menos suavemente marcado en *Abelisaurus*. El mencionado reborde de hueso, podría estar marcando una separación de los paquetes musculares que insertaban en ese sector, como así también el contacto fronto-parietal. Si bien este reborde tiene una posición muy anterior sobre la fosa supratemporal como para tratarse del contacto fronto-parietal, se ubica

topográficamente dorsal al proceso postorbital del lateroesfenoides, de la misma manera que la sutura frontoparietal engrosada presente en el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411. Si en *Aucasaurus* este reborde efectivamente representa el contacto fronto-parietal, este se encuentra sobre el tercio anterior de la barra sagital y no sobre el tercio posterior de la barra sagital como fuera interpretado para *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y *Carnotaurus* (MACN-CH 894).

El proceso postorbital del frontal no se proyecta hacia afuera en forma marcada, si bien tiene un contorno definido (Fig. 3.91). Sobre el proceso postorbital derecho, excavada justo por delante de la fosa supratemporal, se observa en el frontal la marca dejada por el contacto con el hueso postorbital, allí donde este elemento apoyaba un proceso triangular sobre la superficie dorsolateral del proceso postorbital del frontal (Fig. 3.91).

Anteriormente, los frontales se angostan por delante del contacto con el prefrontal. La extensión total anterior del frontal se desconoce por fracturas. Los procesos nasales no se preservaron, si bien un fragmento de la superficie de contacto con el nasal se observa en el sector anterolateral derecho (Fig. 3.91). Se trata de una superficie triangular lisa, excavada anterodorsalmente en el frontal, la cual se corresponde con la presencia de una plataforma ósea del frontal para el contacto con el nasal descrita para *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007). Posterolateralmente al contacto con el nasal, hay una cavidad en forma de cuña que corresponde al contacto con el hueso prefrontal y probablemente parte del lagrimal (Figs. 3.91, 3.93). Este contacto se encuentra justo por delante de la convexidad orbitaria del frontal.

A partir de las superficies de contacto observadas sobre el proceso postorbital del frontal, se infiere que los huesos lagrimal y postorbital excluían al frontal de la formación del margen de la órbita, de la misma forma que en *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y *Carnotaurus* (MACN-CH 894). Si bien el frontal no participa en la formación del margen de la órbita, la parte alar orbitaria del frontal está bien desarrollada lateralmente. El techo de la bóveda orbitaria, levemente cóncavo, mide

transversalmente 55 mm desde el contacto con la pared lateral del neurocráneo hasta el contacto con el postorbital (Fig. 3.94).

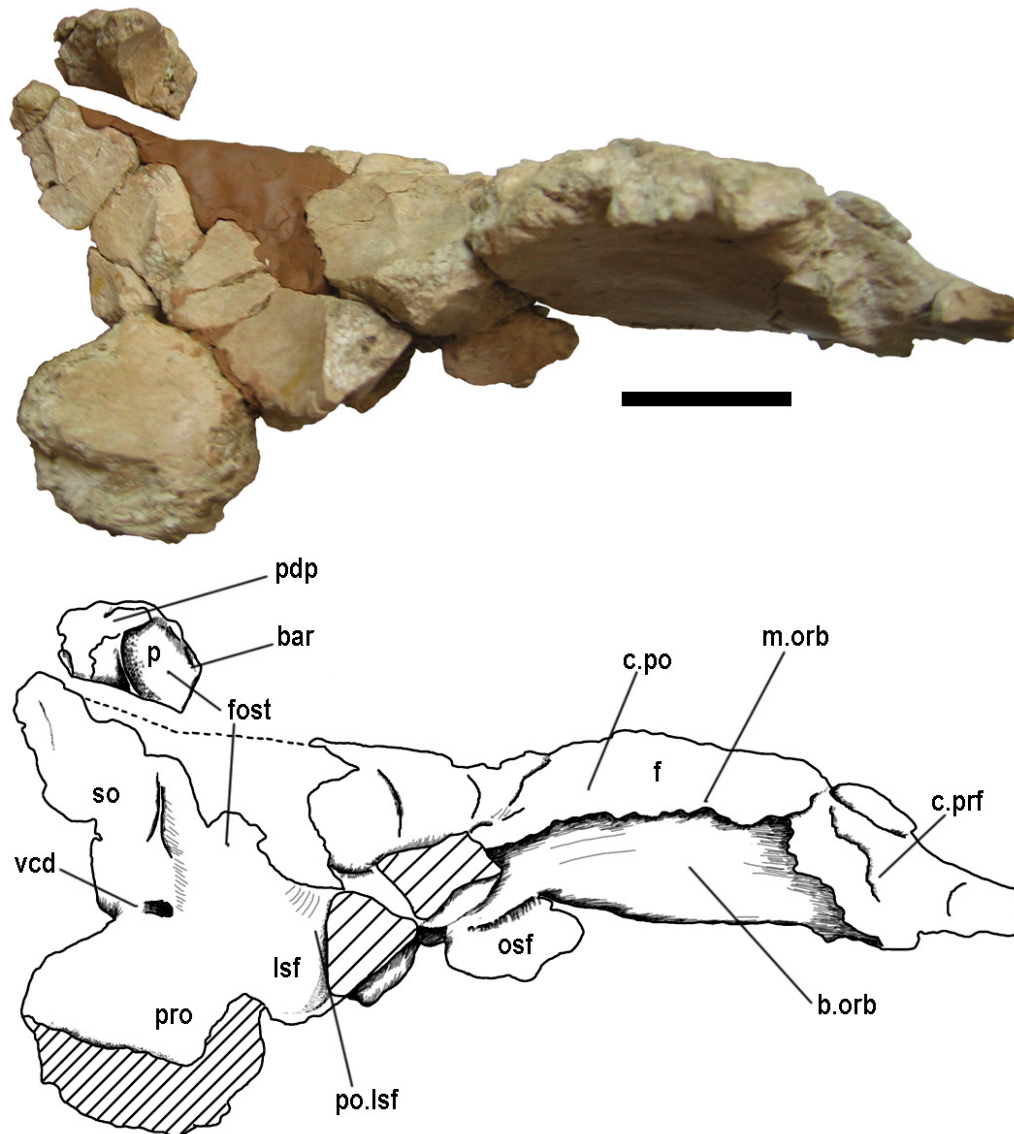


Fig. 3.93. *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH 236). Neurocráneo en vista lateral derecha. Escala: 5 cm. Abreviaturas en pág. 19.

Ventralmente el frontal contacta con la pared lateral del neurocráneo, formada principalmente por el lateroesfenoides y por el orbitoesfenoides, elementos que solo se preservaron fragmentariamente, en contacto con el frontal. El contacto del frontal con el lateroesfenoides no es una sutura visible, excepto en un sector localizado al

nivel del proceso postorbital del lateroesfenoides. Allí el lateroesfenoides está roto y es posible observar la superficie de contacto que ofrece el frontal ventralmente para este elemento, que corresponde a finos surcos paralelos dispuestos transversalmente al eje axial. (Fig. 3.95B). La superficie de contacto entre el frontal y el fragmento del orbitoesfenoides? es similar a la descrita anteriormente. Solo un pequeño fragmento, que probablemente corresponda a este elemento, se preserva en cada lado del neurocráneo. No se preservaron ninguno de los forámenes (II, III y IV) que permitan la identificación de este elemento, y la asignación de dichos fragmentos al orbitoesfenoides se debe a su ubicación topográfica. Esta implica una posición bien anterior en la pared lateral del neurocráneo, en clara relación con el comienzo de la cavidad del tracto olfatorio, la cual comunica con una abertura anterior delimitada entre el orbitoesfenoides y el frontal en otros terópodos, y a través de la cual pasa el nervio craneano I (olfatorio) (Fig. 3.94).

La cavidad endocraneana, delimitada por las paredes laterales del neurocráneo y techada por los frontales, es axialmente larga y transversalmente angosta (aunque esta última medida puede estar levemente oscurecida por la distorsión que presenta el material) (Fig. 3.94). Por delante del orbitoesfenoides (?) el frontal techa la cavidad del tracto olfatorio la cual culmina anteriormente divergiendo en un par de cavidades ocupadas por los bulbos olfatorios. Las impresiones de estas estructuras se observan claramente en la cara ventral del frontal (Fig. 3.94).

La impresión del tracto olfatorio en la cara ventral del frontal mide unos 43 mm de largo y aproximadamente 19 mm de ancho (esta última medida es producto de distorsión en el material producto de las fracturas) (Fig. 3.94). La cavidad o conducto del tracto olfatorio es relativamente más larga que el conducto que se observa en el ejemplar MCF-PVPH 411. En el extremo anterior del tracto, se observan las suaves impresiones de los dos bulbos olfatorios, las cuales divergen anteriormente levemente de la línea media, y están separadas por los fragmentos dorsales de un septo medial internasal, que sería el único resto preservado del mesetmoides (Fig. 3.94). Este septo, del cual solo se preserva el contacto con el frontal, es delgado en el punto en donde se separan los bulbos y se ensancha hacia delante, terminando abruptamente por fractura. Las impresiones de los bulbos

olfatorios son de forma elongada y oval. Miden 40 mm de largo y 14 mm de ancho, si bien el bulbo olfatorio propiamente dicho habría ocupado un volumen (en este caso una superficie) menor que el de la cavidad total (Ali *et al.*, 2008). Las paredes laterales y el piso de la cavidad del tracto olfatorio y de las cavidades de los bulbos olfatorios, formadas por el esfenetmoides, no se preservaron en *Aucasaurus*, pero definitivamente se trataba de elementos osificados, como en *Abelisaurus* (MPCA 11.098), *Carnotaurus* (MACN-CH 894), *Ekrixinatosaurus* (MUCPV 294), y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007).

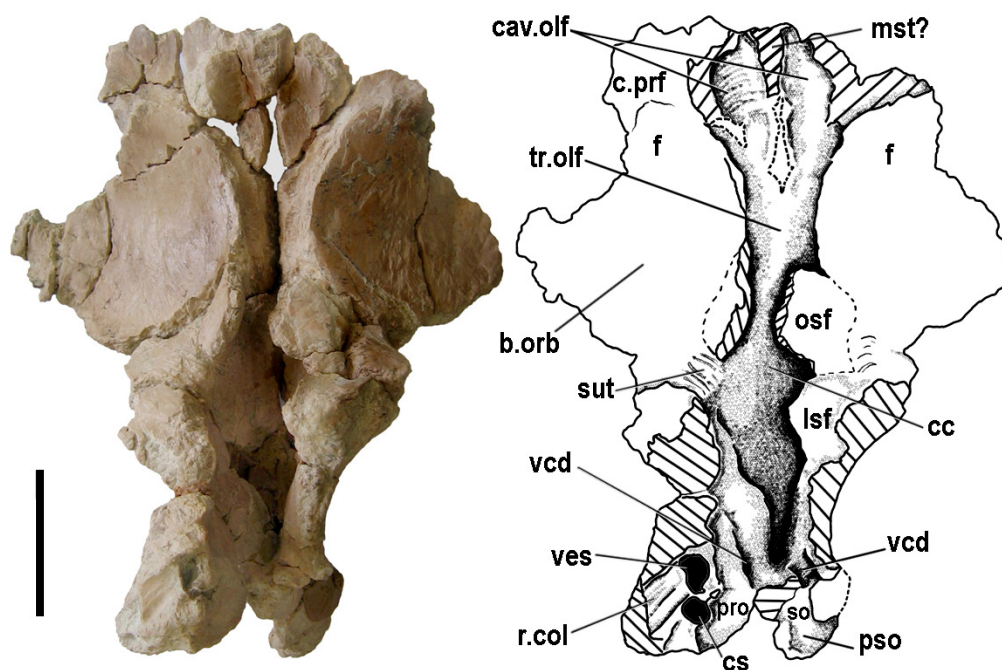


Fig. 3.94. *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH 236). Neurocráneo en vista ventral (basicráneo no preservado). Escala: 5 cm. Abreviaturas en pág. 19.

### Parietal.

En *Aucasaurus* los parietales están firmemente fusionados entre sí formando un único elemento, el cual se preserva erosionado y fragmentado. Una parte del sector anterior se preservó en contacto con los frontales, formando el sector posterior de la barra intertemporal, mientras que parte del sector posterior de los frontales se preservó separadamente y corresponde al proceso dorsomedial del parietal (Figs. 3.91-3.93)

El proceso o proyección dorsomedial del parietal es una proyección medial que se desarrolla por detrás de las fosas supratemporales. En *Abelisaurus*, este proceso es de forma romboidal en vista dorsal, como en *Abelisaurus* (MPCA 11.098), *Carnotaurus* (MACN-CH 894) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), entre otros (Fig. 3.91). La superficie dorsal del proceso corresponde a la superficie expuesta del parietal (no afectada por las fosas supratemporales), la cual es pequeña en relación al resto del techo craneano. Presenta una fina ornamentación, menos marcada que la presente en los frontales. Anteromedialmente el proceso se angosta abruptamente hasta formar un septo medial y plano de 10 mm de ancho transversal, la barra sagital, que separa ambas fosas supratemporales posteriormente. El ancho de esta barra sagital recuerda la presente en *Ekrixinatosaurus* (MUCPV 294), y a diferencia de las delgadas barras sagitales en forma de cresta presentes en *Abelisaurus* y *Carnotaurus*. El segmento de barra sagital preservado en *Aucasaurus* se proyecta al menos 30 mm por delante del proceso dorsomedial del parietal, de manera casi horizontal, para terminar abruptamente en una fractura (Figs. 3.91, 3.93). En *Aucasaurus*, el proceso dorsomedial del parietal no está marcadamente proyectado dorsalmente, sino que el cambio de nivel entre el techo craneano y el proceso es menos abrupto, como en *Ekrixinatosaurus* (MUCPV 294). En *Abelisaurus* y *Carnotaurus*, sin embargo, el sector de la barra sagital formada por el parietal no es horizontal, sino que se inclina anteroventralmente inmediatamente por delante del proceso dorsomedial del parietal, como en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007). Posteriormente, el proceso dorsomedial del parietal está erosionado, por lo que no se preservó la proyección posteromedial del parietal que solapa al supraoccipital en otros abelisáuridos (Figs. 3.91, 3.94). Los bordes anteriores del proceso del parietal, son continuos a ambos lados de la barra sagital con las paredes posteriores de las fosas supratemporales, que son transversales. La pared posterior de la fosa supratemporal es levemente cóncava hacia delante y transversal al eje axial (Fig. 3.91). En vista dorsal, el margen posterior de la fosa supratemporal es recto y transversal, indicando la disposición que tenía la cresta nuchal. A diferencia de los frontales, en el parietal el margen medial de la fosa supratemporal es paralelo a la línea media y al margen medial de la fosa supratemporal opuesta.



El pequeño segmento que se preserva de la cresta nugal es bajo, recto y perpendicular al eje axial, como en los otros abelisáuridos (Figs. 3.91-3.93). El desarrollo lateral alcanzado por la cresta nugal se desconoce por fracturas. Fragmentos de la base de la cresta nugal, preservados en contacto con la pared lateral del neurocráneo, se observan a su vez delimitando posteriormente la fosa supratemporal, en el sector dorsal a la base del proceso paraoccipital (Fig. 3.93). Posteriormente, estos fragmentos del parietal contactan en ambos lados del neurocráneo con el supraoccipital, y ese contacto se determina a partir de la ubicación de los forámenes de la vena cerebral *capitis dorsalis*.

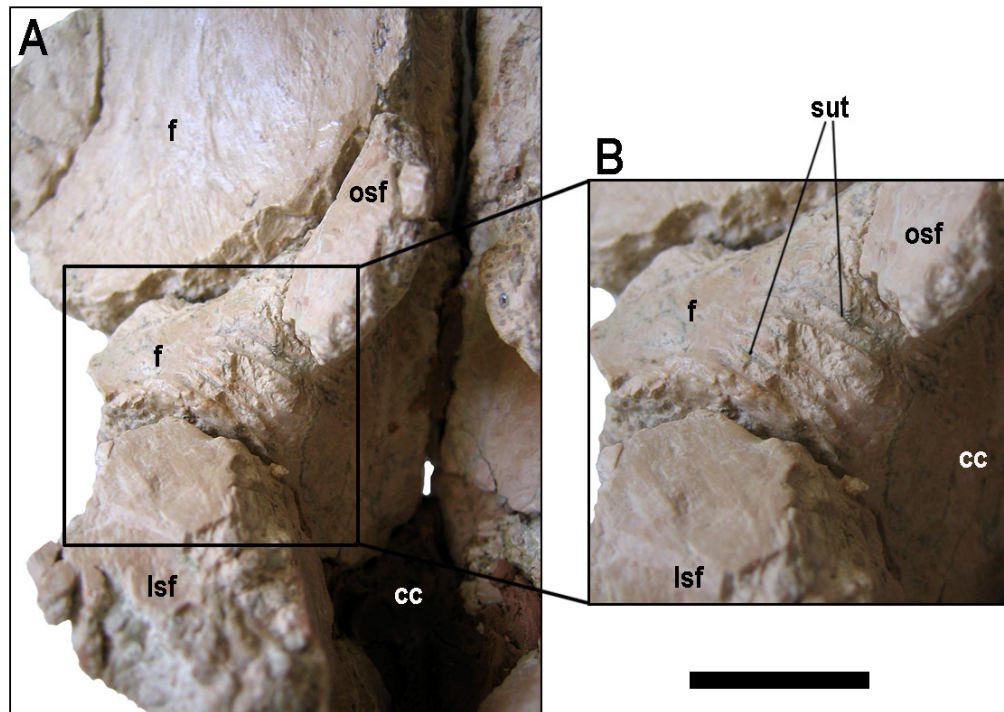


Fig. 3.95. *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH 236). Frontal derecho en vista ventral (A), detalle del contacto sutural con el laterosfenoides (B). Escala: 1 cm Abreviaturas en pág. 19.

### Supraoccipital.

El supraoccipital se preserva de forma fragmentaria y bastante erosionado en el neurocráneo de *Aucasaurus*. Como en otros abelisáuridos, se trata de un elemento vertical en la región occipital, ubicado dorsalmente al foramen magno, que acompaña el desarrollo dorsal de la cresta nugal. Contacta anteriormente con los parietales y



posterolateralmente con los exoccipitales, si bien el contacto con el parietal no es una sutura visible, tanto por meteorización como por fusión entre los elementos. El supraoccipital forma posteriormente una cresta o prominencia supraoccipital longitudinal que se preserva parcialmente (Fig. 3.93).

Endocranealmente, el supraoccipital forma el extremo posterior y más dorsal de la cavidad endocraneana, que en ese sector es muy angosto. Allí se observan dos forámenes circulares de 4 mm de diámetro, que corresponden a los forámenes internos del par de venas cerebrales *capitis dorsalis*. Estos forámenes comunican con sendos conductos, que desde la superficie atraviesan el supraoccipital anteroventralmente, convergiendo internamente en el sector más posterodorsal de la cavidad endocraneana, donde se alojaba el seno venoso sagital (Sedlmayr, 2002). A diferencia de lo que ocurre en el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, donde los conductos de estas venas son largos y de relativamente pequeño diámetro, en *Aucasaurus* el canal de la vena cerebral *capitis dorsalis* es relativamente mucho más corto y de mayor diámetro. Externamente, en la cara occipital del neurocráneo, estos forámenes indican donde está el contacto entre el parietal y el supraoccipital, como ocurre en los terópodos donde las suturas entre estos elementos son visibles. En *Aucasaurus*, los forámenes se encuentran a ambos lados de la cresta supraoccipital, muy cercanos entre si y por detrás del reborde correspondiente a la cresta nuchal erosionada, (Figs. 3.92, 3.93 y 3.94).

### **Exoccipital.**

Los exoccipitales de *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236) se preservaron solamente en el cóndilo occipital, y en pequeños fragmentos laterales a este (Fig. 3.96). La participación de los exoccipitales en la formación del cóndilo es laterodorsal. Cada exoccipital forma a ambos lados del cóndilo occipital, un pequeño receso bien definido, del cual se preserva solamente parte de la pared medial y parte de la pared dorsal (Fig. 3.96B,C). La extensión ventral de este receso se desconoce por fracturas, pero no corresponde a un receso paracondilar, sino al receso lateral al cóndilo, en el que abren el/los forámenes del nervio craneano XII y el foramen metótico en *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y en *Carnotaurus* (MACN-CH 894). En *Aucasaurus*,

sobre la pared dorsomedial de este receso, hay un pequeño foramen de 3 mm de diámetro para el nervio craneano XII (Fig. 3.96B,C). Endocranealmente, este foramen se ubica justo por delante del umbral del foramen magno (Fig. 3.96C). Por delante de este sector, el exoccipital y el piso del basicráneo están erosionados, y no es posible determinar la existencia de otro foramen, más interno a este. En otros terópodos, el foramen de salida para el nervio craneano XII es grande si dos o las tres ramas del nervio atraviesan esa única abertura, pero cuando hay mas de una abertura la más externa o cercana al umbral del foramen magno es frecuentemente la de mayor diámetro. En *Aucasaurus*, el foramen preservado es tan pequeño, que no se descarta la posibilidad de que hubiera más de un foramen para el nervio XII, como en *Abelisaurus*.

Los exoccipitales forman las paredes laterales del foramen magno, del cual solo se reconocen sectores de las paredes laterales, y no es posible determinar su forma o sus dimensiones.

### **Opistótico**

El opistótico se encuentra fusionado al exoccipital formando el complejo exoccipital-opistótico u “otoccipital” para algunos autores (Sampson y Witmer, 2007). Es el elemento principal en la formación del proceso paraoccipital, del cual solo se preservó la base (Fig. 3.92). Sobre la cara anterior de la base del proceso paraoccipital, el opistótico contacta anteriormente con el proótico, elemento al que está completamente fusionado.

### **Basioccipital.**

El basioccipital conforma la mayor parte del cuerpo del cóndilo occipital, el cual se preservó separadamente del resto del neurocráneo por fracturas (Fig. 3.96). Además de éstos, no se preservaron otros restos del basioccipital. Sobre la superficie del cóndilo occipital no hay suturas visibles entre el basioccipital y los exoccipitales. Sin embargo es posible discernir en base a leves cambios simétricos de la superficie

del hueso, que el cuerpo del cóndilo está formado tanto por el basioccipital como por los exoccipitales, como en el resto de los terópodos estudiados.

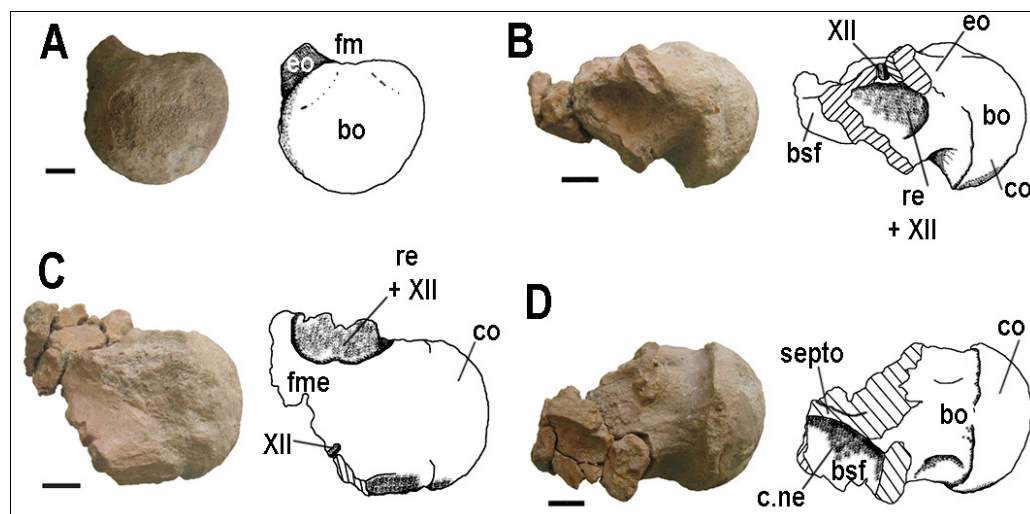


Fig. 3.96. *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH 236). Cóndilo occipital y restos asociados de exoccipital y basiesfenoides en vista posterior (A), lateral (B), dorsal (C) y ventral (D). Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

El cóndilo occipital y el cuello del cóndilo están completos. El cóndilo occipital es una estructura de forma semiesférica, siendo levemente más ancho que alto (Fig. 3.96A) (ver Tabla 2.3). Es relativamente de menor tamaño que el cóndilo occipital de los abelisauroides *Abelisaurus* (MPCA 11.098), *Carnotaurus* (MACN-CH 894) e *Ilokelesia* (MCF-PVPH 35). El borde ventral del cóndilo es afilado, debido a una constricción que marca el comienzo del cuello del cóndilo (Fig. 3.96B). El cuello del cóndilo es macizo, como puede apreciarse en las fracturas. Las cavidades neumáticas que afectan el basioccipital y el basiesfenoides no llegan a afectar el cuello del cóndilo tan profundamente, como sí ocurre en *Ilokelesia*. La superficie dorsal del cuello del cóndilo es lisa y no presenta un surco longitudinal medial como el presente en *Piatnitzkysaurus floresii* (PVL 4073). Ventralmente, el cuello del cóndilo no desarrolla una cresta longitudinal medial como la presente en *Abelisaurus* o *Carnotaurus*, sino que es liso como en *Ilokelesia* (MCF-PVPH 35) (Fig. 3.96D).

Solamente la base de los tubérculos basales se preserva, desarrollados ventralmente al cóndilo. Nada puede decirse acerca de su forma o tamaño originales. En *Abelisaurus*, *Carnotaurus* y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) los tubérculos basales están fuertemente fusionados formando una placa ósea vertical y de forma cuadrangular, lo que haría esperar la presencia de una estructura similar en *Aucasaurus*. No hay suturas visibles entre el basiesfenoides y el basioccipital. La fractura que los expone ventralmente deja en evidencia la presencia de un par de cavidades neumáticas desarrolladas entre el basioccipital y el basiesfenoides, las cuales alcanzan el nivel del cóndilo pero no lo neumatizan (Fig. 3.97).

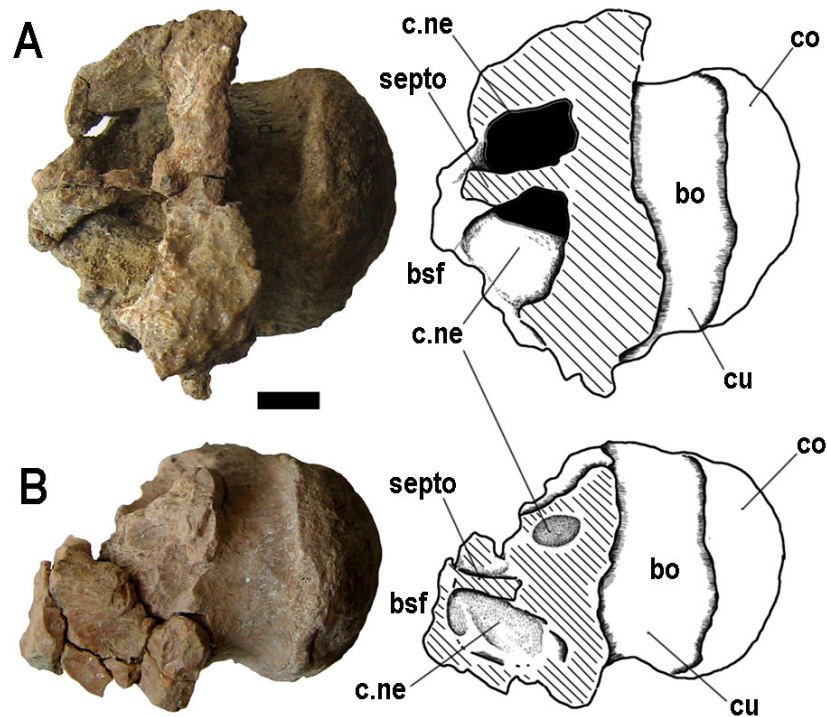


Fig. 3.97. *Ilokelesia aguadagrandensis* (MCF-PVPH 35) (A) y *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH 236) (B). Cóndilo occipital y fragmento de basiesfenoides asociado en vista ventral, mostrando las cavidades neumáticas internas. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

### Basiesfenoides.

En *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236), el basiesfenoides solo se preserva fragmentariamente en dos sectores, uno en contacto con el basioccipital en el cóndilo

occipital formado un pequeño sector del piso de la fosa medular, y otro en un fragmento de hueso aislado que porta un foramen, el cual permitió su identificación como parte del *dorsum sellae*. El pequeño sector preservado del piso de fosa medular, por delante del umbral del foramen magno es liso (Fig. 3.96C). Ventralmente, por delante de la base de los tubérculos basales, se observan en el basiesfenoides los restos más posteriores de un par de cavidades neumáticas separadas por un septo medial. Solo restos de la pared posterodorsal más interna de estas cavidades se preservan como lisas superficies ovoidales y suavemente cóncavas separadas por lo que habría sido un septo medial de pocos mm de espesor (Fig. 3.96D). En *Ilokelesia* (MCF-PVPH 35), donde se preservó un fragmento más grande de basiesfenoides y basioccipital, se observa la presencia de dos profundas cavidades neumáticas separadas por un septo medial, las cuales alcanzan internamente el nivel del cuello del cóndilo occipital pero no el cóndilo mismo (Fig. 3.97A). Cavidades pares desarrolladas entre el basioccipital y el basiesfenoides se reconocen para diversos taxones, entre los que se encuentran *Ekrixinatosaurus* (MUCPV 294) *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), *Sinraptor* (IVPP 10600), el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 y *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), las cuales probablemente comunican con el receso basiesfenoidal ventralmente, como mostraron las tomografías para el ejemplar MCF-PVPH 411. La presencia de cavidades neumáticas en el basiesfenoides es muy común en los terópodos, y en abelisauroides como *Abelisaurus*, *Carnotaurus*, *Ekrixinatosaurus* y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007) se observa un receso basiesfenoidal bien desarrollado, por lo que sería de esperar que *Aucasaurus* las desarrollara también.

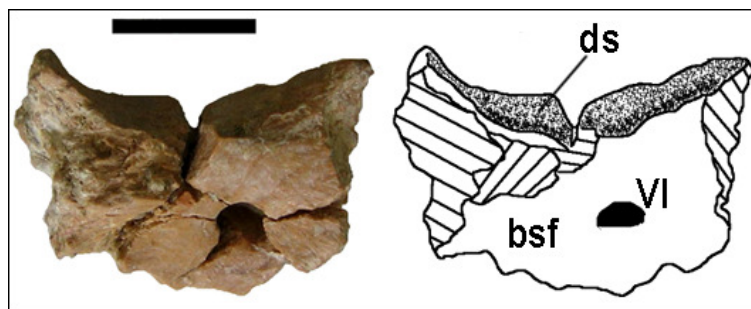


Fig. 3.98. *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH 236). Fragmento de basiesfenoides en vista anterior. Detalle de *dorsum sellae* y nervio craneano VI izquierdo. Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

Un pequeño fragmento del borde izquierdo del *dorsum sellae* se preservó de manera aislada del resto del neurocráneo (Fig. 3.98). Se trata del sector laterodorsal de mismo, reconociéndose en el extremo dorsal el borde plano que está en continuidad con el piso de la cavidad endocraneana. Este fragmento de basiesfenoides está atravesado de lado a lado por parte del conducto del nervio craneano VI de ese mismo lado, de 4 mm de diámetro (Fig. 3.98). Este conducto parte desde el piso de la cavidad endocraneana, erosionado en este caso, atravesando 10 mm de hueso y divergiendo de la línea media para desembocar sobre la pared posterior de la fosa pituitaria en el foramen externo del nervio VI, como en *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y *Carnotaurus* (MACN-CH 894). De esta manera, el foramen de salida del nervio craneano VI no es visible sobre la pared lateral del basicráneo, como sí ocurre en los terópodos en los cuales el nervio VI no penetra la fosa pituitaria (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH-411, *Sinraptor dongi* (IVPP 10600) o en los tiranosáuridos).

### **Proótico.**

El proótico es un elemento de la pared lateral involucrado en la formación de la cápsula auditiva. En *Aucasaurus*, el proótico es un elemento robusto, sobre todo posteriormente donde se ensancha debido a la presencia de los canales semicirculares del laberinto óseo del oído interno. Contacta dorsalmente con el frontal, posteriormente con el opistótico y anteriormente con el lateroesfenoides, elementos a los que se encuentra firmemente fusionado, de manera que no hay suturas visibles. Anteriormente no es posible determinar con seguridad el contacto entre el proótico y el lateroesfenoides debido a la ausencia de suturas y a que los forámenes utilizados para la identificación de ambos elementos no se preservaron (Figs. 3.93, 3.99).

Posteriormente, el contacto del proótico con el opistótico está indicado por el receso columelar (*stapedial recess*), que comunica con un canal delimitado entre ambos elementos óseos a través del cual pasa la *columnilla auris* para tomar contacto con la ventana oval del oído interno. Una fractura en el sector ventral del proótico expone la mitad dorsal del receso columelar, permitiendo apreciar sus dimensiones (Figs. 3.94, 3.99B). Este canal comunica la abertura de la cara lateral del

neurocráneo con la zona del vestíbulo del oído interno, allí donde se ubicaba la ventana oval. El canal se proyecta posterolateralmente desde la ventana oval para desembocar en la abertura del receso columelar sobre la cara lateral del neurocráneo. En el material no se reconocen márgenes de la ventana oval, pero si la cavidad que corresponde al corte transversal del vestíbulo del oído interno (Fig. 3.99A,B). Lateralmente a la cavidad del oído interno, hay un foramen de menor diámetro y bordes mal preservados, que corresponde al corte transversal en el área del ámpula anterior de uno de los canales semicirculares del oído interno, probablemente del canal semicircular anterior, si bien también podría tratarse del canal semicircular lateral (Fig. 3.99B).

Endocranealmente, sobre la cara medial del proótico se observa parte de la eminencia vestibular (*eminencia vestibularis*), que marca la posición del laberinto óseo del oído interno. Sobre la cara anterior de la eminencia vestibular abre el receso flocular, el cual albergaba la proyección flocular del cerebelo (Fig. 3.99). El receso flocular es una abertura elongada, de unos 15 mm de largo, que presenta forma de ocho debido a la presencia de una constricción que la separa en dos “lóbulos” subiguales, uno superior y otro inferior, siendo este último el de mayor tamaño. Al nivel de la constricción se observa una tenue sutura, engrosada por depositación de hueso, que corresponde al contacto entre el proótico y otro elemento de la cápsula ótica, probablemente el epiótico (Fig. 3.99A). La morfología en forma de ocho del receso flocular, se observa además en *Abelisaurus* (MPCA 11.098), y en el tiranosáurido *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01) en el cual también se observa una sutura sobre el receso que corresponde al contacto entre el proótico y el epiótico (que está fusionado al supraoccipital, por lo que a primera vista el contacto parece ser entre el proótico y el supraoccipital). En *Abelisaurus*, sin embargo la constricción medial no es tan marcada, si bien el “lóbulo” inferior del receso flocular es el de mayor tamaño, como en *Aucasaurus*. En otros terópodos estudiados en los cuales el endocráneo puede observarse (e.g. *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), el celurosaurio indet. MCF-PVPH-411, *Sinraptor* (IVPP 10600) o *Troodon* (TMP 86.36.457)), el receso flocular es siempre circular u oval.

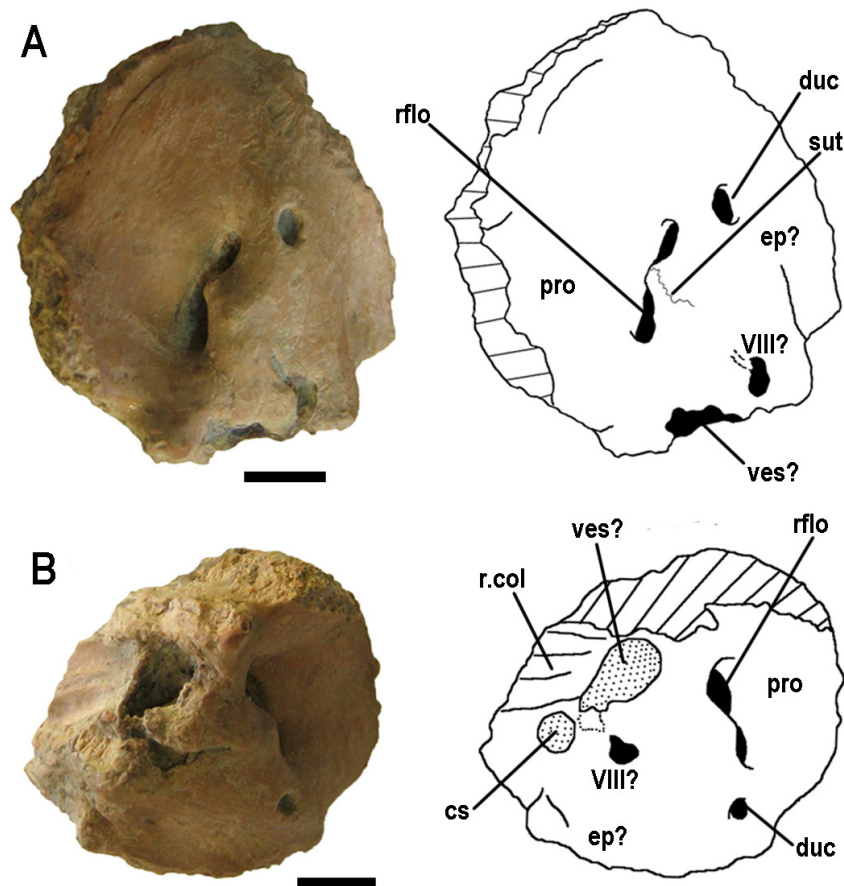


Fig. 3.99. *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH 236). Proótico derecho en vista medial (A) y ventromedial (B). Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

Posterodorsalmente al receso flocular se observa un pequeño foramen oval de unos pocos mm de diámetro, que corresponde a un foramen endolinfático, mientras que posteroventralmente al receso flocular se observa un foramen de bordes irregulares, mal preservados, que corresponde a la o las ramas del nervio craneano VIII (auditivo) (Fig. 3.99). Anteroventralmente al receso flocular se observa el margen posterodorsal de un foramen, preservado como un leve surco en el hueso, por el que pasaban las ramas del nervio craneano VII (facial) (Fig. 3.99A). La abertura externa para el nervio craneano VII está erosionada, pero aparentemente habría estado ubicada anteroventralmente al receso columelar y posteriormente al foramen V, como en el resto de los terópodos. Cabe aclarar que una abertura nítida para el nervio VII, no se observa en la superficie lateral del proótico ni en *Abelisaurus* (MPCA 11.098) ni en *Carnotaurus* (MACN-CH 894), debido a



cuestiones de preservación. Posterodorsal al receso flocular y el foramen endolinfático, está preservado el margen anteroventral del foramen vena cerebral *capitis dorsalis*, cuyos márgenes están delimitados por el parietal y el supraoccipital-epiótico, siendo el epiótico el elemento que medialmente contacta con el proótico. Desde ese foramen corre un surco que primero se dirige anteriormente y luego se curva ventralmente hasta desaparecer, el cual corresponde a la impresión dejada por un elemento vascular, posiblemente la vena cerebral medial (Fig. 3.99A).

### **Oído interno**

Tanto el proótico izquierdo como el derecho presentan fracturas que exponen ventralmente algunos sectores del oído interno, los cuales se observan como cavidades o forámenes (Fig. 3.99). Como se mencionara anteriormente, la cavidad de mayor tamaño es de forma oval y corresponde a un corte transversal del oído interno al nivel del vestíbulo, dorsalmente al cual se desarrolla el laberinto óseo. La cavidad del vestíbulo mide 11 mm anteroposteriormente y 5 mm transversalmente. En el proótico izquierdo el contorno del vestíbulo aparenta ser más circular debido al plano de la ruptura. El margen lateral (o externo) del vestíbulo está en continuidad con el receso columelar, allí donde de haberse preservado habría estado la ventana oval. Una diferencia marcada que se observa en el vestíbulo de dinosaurios saurópodos titanosaurios, que es el corte transversal del mismo es básicamente circular (Paulina Carabajal y Salgado, 2007; Paulina Carabajal *et al*, 2008), y no oval. El foramen de menor diámetro, que se observa medialmente al vestíbulo, corresponde a un corte transversal del canal semicircular anterior del laberinto óseo, cuyo diámetro del tubo es de 3,7 mm (Fig. 3.99B). Teniendo en cuenta la disposición de la eminencia vestibular, el foramen endolinfático y la probable ubicación de la ventana oval, el laberinto óseo en *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236) mide aproximadamente unos 28 mm de altura.

### **Lateroesfenoides.**

En *Aucasaurus*, solo fragmentos de la parte dorsal del lateroesfenoides se preservan de cada lado, en contacto con el frontal y posteriormente en contacto con

el proótico, no habiendo suturas visibles entre estos elementos (Figs. 3.93-3.95). El contacto entre el lateroesfenoides y el frontal está mejor preservado sobre la cara ventral de este último. Como fuera mencionado, se trata de una superficie de contacto alargada anteroposteriormente, transversalmente ancha, cubierta de surcos paralelos y transversales al eje axial (Fig. 3.95). Esta superficie de contacto indica que la pared lateral del neurocráneo tendría un espesor de unos 8 mm, al menos dorsalmente, cerca del contacto con el frontal.

Solo la base del proceso postorbital del lateroesfenoides se preservó en el neurocráneo. Esta estructura tiene en corte transversal forma triangular, con uno de los vértices orientado ventralmente (Fig. 3.93). Probablemente el proceso postorbital del frontal haya sido de forma similar al proceso de *Abelisaurus* (MPCA 11.098) o *Carnotaurus* (MACN-CH 894), que son procesos en forma de dedo pero no cilíndricos, sino algo deprimidos dorsoventralmente.

No hay forámenes nerviosos preservados en el lateroesfenoides. Sin embargo, en el lateroesfenoides izquierdo se observa la presencia de un pequeño foramen correspondiente a un elemento vascular, ubicado posteroventralmente a la base del proceso postorbital del lateroesfenoides, cerca del contacto lateroesfenoides-frontal (Fig. 3.94). En la cavidad endocraneana, la abertura interna de este foramen se ubica anterodorsalmente al receso flocular y por su ubicación, este foramen correspondería a la vena cerebral medial, también presente en *Carnotaurus* (MACN-CH 894), *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y en *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007).

### **Orbitoesfenoides.**

El orbitoesfenoides se preserva de manera muy fragmentaria por delante del lateroesfenoides y en contacto dorsal con el frontal (Figs. 3.94, 3.95). El contacto de estos elementos con la parte ventral del frontal es similar en ambos lados del neurocráneo y se observa en los sectores donde falta el orbitoesfenoides. Se trata de suturas formadas por estrías o surcos transversales al eje axial, bien marcados en el frontal, similares al contacto del lateroesfenoides-frontal descrito anteriormente. Estos restos de pared lateral (orbitoesfenoides), no son paralelos sino que convergen

ventromedialmente y probablemente tomaban contacto entre sí, delimitando anteriormente los márgenes ventrolaterales de la abertura a través de la cual el nervio craneano I (olfatorio) pasa de la cavidad endocraneana a la cavidad o conducto del tracto olfatorio. Si bien no hay suturas ni forámenes en los restos preservados que permitan identificarlos como orbitoesfenoides, la ubicación topográfica, su relación con otros elementos óseos y la forma de los fragmentos preservados suma evidencia suficiente como para afirmar que se trata de este elemento.

### **Cavidad endocraneana**

La cavidad endocraneana se observa en vista ventral debido a las fracturas que presenta el sector ventral del neurocráneo, ya que no se preservó el piso de la cavidad endocraneana o basicráneo (Fig. 3.94). El grado de deformación que presenta la cavidad endocraneana es intermedio, y se debe a la gran cantidad de fracturas que presenta el neurocráneo. Posterodorsalmente la cavidad endocraneana se profundiza alcanzando su altura máxima al nivel del contacto supraoccipital-parietal. Allí se alojaba el seno venoso sagital. Los canales a través de los cuales las venas cerebrales *capitis dorsalis* penetraban en la cavidad endocraneana, delimitados entre el supraoccipital y los parietales, desembocan en ese sector del endocráneo (Fig. 3.94).

Sobre la cara ventral del frontal, cerca del contacto con el orbitoesfenoides y el lateroesfenoides, se observan algunas pocas impresiones de elementos vasculares. La presencia de marcas de vascularización en el endocráneo de troodontidos y oviraptoridos se reconoce como indicador de una dura madre delgada y por ende un encéfalo que ocupaba prácticamente la totalidad de la cavidad endocraneana (Osmólska, 2004). Si bien la densidad de estas impresiones vasculares en el cráneo de *Aucasaurus* está lejos de ser similar a las del endocráneo de los oviraptoridos, su presencia no es común en el resto de los terópodos estudiados, conociéndose leves impresiones solamente para el tiranosáurido *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01). Otros sectores de la cavidad endocraneana ya fueron descritos, como la eminencia vestibular (ver proótico) y las cavidades del tracto olfatorio y de los bulbos olfatorios.

## 4. FILOGENIA

### 4.1. Introducción

En este capítulo se presenta un análisis filogenético de los taxones de Theropoda comprendidos en la presente Tesis, para el cual se han tomado en cuenta únicamente caracteres neurocraneos. La finalidad de este estudio es evaluar la incidencia de los caracteres neurocraneos en la resolución de las relaciones filogenéticas de los terópodos, dentro de un contexto evolutivo del grupo, comparando los resultados obtenidos con hipótesis establecidas previamente en base a caracteres postcraneos y craneos (aunque no particularmente neurocraneos). Para ello, fueron escogidas las hipótesis de Rauhut (2003) y Smith *et al.*, (2007a), las cuales son aquí consideradas como las más consistentes y las que mejor reflejan la dinámica evolutiva de este clado de dinosaurios saurisquios.

**Criterio de muestreo taxonómico.** Habida cuenta de que la existencia de neurocráneos de terópodos preservados limita la muestra de ejemplares, en el presente análisis filogenético no solo fueron incluidos los taxones registrados en la Argentina cuyos neurocráneos fueron descritos o redescritos en esta Tesis, (Capítulo 3), sino también aquellos taxones cuyos neurocráneos fueron estudiados en el exterior con fines comparativos (e.g. *Sinraptor dongi*, *Tyrannosaurus rex*, *Troodon formosus*) (ver Capítulo 2, tabla 2.2). Finalmente, también fue incluida información proveniente de la literatura específica sobre aquellos taxones cuyos neurocráneos han sido profusamente descritos y/o ilustrados en detalle (e.g. *Acrocanthosaurus atokensis*, *Allosaurus fragilis*, *Poekilopleuron? valesdunensis*, *Piveteausaurus divensis*, *Ceratosaurus nasicornis*) (ver en este Capítulo, sección 4.3.1, tabla 4.1).

El presente capítulo se desarrollará de la siguiente manera:

➤ Antecedentes.

Reseña histórica sobre la posición filogenética de los taxones argentinos dentro de los Theropoda (ver sección 4.2).

➤ Material y fuentes de información.

Descripción e ilustración de los caracteres neurocraneanos utilizados para la confección de la matriz de caracteres (ver sección 4.3.1). Definición de cada carácter y comentario sobre su distribución dentro de los Theropoda. Algunos caracteres son formulados aquí por primera vez, mientras que otros son reformulados o tomados literalmente de análisis filogenéticos precedentes.

➤ Análisis filogenético.

A) Descripción de la metodología utilizada y posterior descripción del árbol filogenético más parsimonioso obtenido en el análisis. Evaluación de la incidencia de los caracteres del techo craneano y caracteres del basicráneo por separado. Análisis de los resultados (ver sección 4.4).

B) Inclusión de los caracteres neurocraneanos en una matriz de caracteres postcraneanos (Rauhut, 2003; Smith *et al.*, 2007a) para detectar la incidencia y congruencia de los primeros en la construcción de los árboles filogenéticos. Comparación de los resultados obtenidos a partir del análisis filogenético realizado en esta Tesis con hipótesis previas.

C) Determinación de caracteres filogenéticamente relevantes a partir de este análisis: caracteres autapomórficos, caracteres plesiomórficos de Theropoda. Diagnósis enmendadas de los taxones argentinos.

➤ Conclusiones.

## 4.2. Antecedentes

Se dará a continuación una breve reseña histórica del estado del conocimiento actual de las relaciones filogenéticas de los terópodos registrados en la Argentina. La posición filogenética de estos taxones dentro del clado Theropoda varía en mayor o menor grado en las diversas hipótesis filogenéticas previas (cladogramas), dependiendo del taxón en particular. Estas hipótesis filogenéticas resultan del análisis de datos que son principalmente postcraneanos, si bien un número importante del

total de caracteres puede corresponder a caracteres craneanos. Asimismo, no siempre son incluidos los mismos taxones en la muestra.

1. *Herrerasaurus ischigualastensis* Reig, 1963 es dentro de los Theropoda una de las formas más tempranas, registrándose en el Triásico superior tanto de Argentina como de Brasil (Novas, 1993; Sereno, 1993; Sereno y Novas, 1993). Este taxón se encuentra, junto con *Staurikosaurus pricei* Colbert, 1970 del Triásico de Brasil y *Eoraptor lunensis* Sereno *et al.*, 1993, también del Triásico de San Juan, entre los dinosaurios saurisquios más antiguos conocidos. Dichos taxones (con la excepción de *Eoraptor*) conforman la familia Herrerasauridae Reig, 1963 (*Herrerasaurus* + *Staurikosaurus*), terópodos basales cuya posición filogenética con respecto a otros terópodos no es aún del todo clara (Holtz y Osmólska, 2004). Tanto es así, que la pertenencia o no de *Herrerasaurus* (o la familia Herrerasauridae) al clado Theropoda, ha sido cuestionada en diversas oportunidades y continúa siendo discutida por diversos autores, que consideran a los Herrerasauridae como Saurischia basales (Colbert, 1970; Benedetto, 1973; Benton, 1990; Brinkman y Sues, 1987; Gauthier, 1986; Galton, 1977; Holtz, 1995; Langer, 2004; Novas, 1989, 1992; Sereno y Novas, 1990; Smith *et al.*, 2007a; Sues, 1990; Tykoski, 2005) (Fig. 4.1A). Por otro lado, y particularmente para el caso de *Herrerasaurus*, otros autores consideran que determinadas características, tanto craneanas (e.g. presencia de una articulación intramandibular) como postcraneanas (e.g. prominentes epipófisis postaxiales), representan sinapomorfias compartidas con el resto de los terópodos. Dichas sinapomorfias estarían soportando la inclusión de este taxón dentro del clado Theropoda, si bien en una posición filogenética basal y como taxón hermano de Neotheropoda (Allain, 2002; Bonaparte, 1978; Carrano *et al.*, 2002; Coria y Currie, 2006; Currie y Carpenter, 2000; Ezcurra y Novas, 2006; Novas, 1993; Sampson *et al.*, 2001; Sereno, 1993; Sereno y Novas, 1992, 1993; Rauhut, 2003; Sereno *et al.*, 1993; Wilson *et al.*, 2003). Rauhut (2003) en un estudio reciente (ver Langer, 2004 para una hipótesis alternativa), no solo consolida con su análisis la monofilia de la familia Herrerasauridae, sino también su condición de Theropoda (Fig. 4.1B). El cráneo de *Herrerasaurus ischigualastensis* se conoce en varios ejemplares (Novas, 1986; Reig, 1963; Sereno y Novas, 1993), pero el que presenta el mejor estado de

preservación corresponde al ejemplar PVSJ 407, depositado en las colecciones del Museo de la Universidad Nacional de San Juan, Provincia de San Juan Argentina. Se trata de un cráneo y mandíbulas articulados, cuya calidad de preservación en el sector neurocraneano no es, sin embargo, muy buena. En esta Tesis, *Herrerasaurus ischigualastensis* es considerado un terópodo y por ende, dentro del grupo interno en el análisis filogenético.

- Caracteres neurocraneanos incluidos en la diagnosis de *Herrerasaurus ischigualastensis* (Reig, 1969; Novas, 1993): no hay.
- Autapomorfias mencionadas para *H. ischigualastensis* (Serenó y Novas, 1993): Piso de la fosa supratemporal por delante de la fenestra supratemporal, amplio (*broad supratemporal depression*); Ancho del tubérculo basal subigual al ancho del cóndilo occipital.

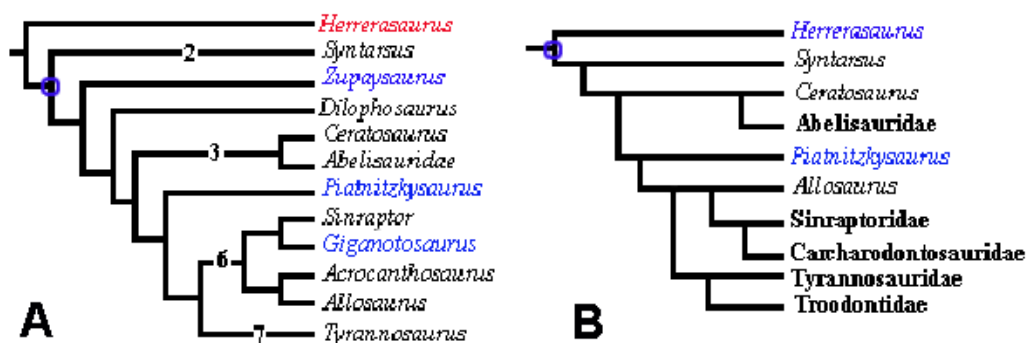


Fig. 4.1. Cladogramas simplificados de Smith *et al.*, (2007a) (A); y Rauhut (2003) (B). El círculo en azul señala el nodo Theropoda en ambos cladogramas.

2. *Zupaysaurus rougieri* Arcucci y Coria 2003, es un neoterópodo basal proveniente del Triásico Superior de La Rioja. El ejemplar holotipo, que conserva el cráneo articulado en contacto con las primeras vértebras del cuello, presenta un alto grado de deformación lateral. Esto, sumado a la presencia de sedimento sobre ambas caras laterales del neurocráneo, impide la observación de numerosos caracteres basicraneanos, por lo que solo los caracteres del techo craneano y de la parte más dorsal de la pared occipital del neurocráneo fueron escoreados. Por consiguiente, la

matriz de caracteres realizada en el presente análisis filogenético, presenta numerosas entradas faltantes para este taxón (tabla 4.4). *Zupaysaurus* es incluido en el análisis por tratarse de un taxón interesante desde un punto de vista evolutivo, y para testear su posición filogenética con respecto al resto de los terópodos registrados en la Argentina. En el análisis filogenético realizado por Arcucci y Coria (2003), *Zupaysaurus* fue considerado un tetanuro basal (Fig. 4.2A). Estos autores, incluyeron el taxón en matrices publicadas previamente por otros autores (e.g. Sereno *et al.*, 2004 y Currie y Carpenter, 2002), obteniendo el mismo resultado. Sin embargo, análisis filogenéticos más recientes posicionan a *Zupaysaurus* dentro de los “Coelophysoidea”, ya sea más cercanamente relacionado a los Coelophysidae que a *Dilophosaurus wetherilli* (Carrano *et al.*, 2005; Ezcurra y Novas, 2006; Tykoski, 2005, pág.358) (Fig. 4.2B), o bien como el taxón más basal de una agrupación que incluye a todos los tetanuros, neoceratosaurios y formas otrora consideradas celofisoideos (e.g. *Dilophosaurus*) (Smith, *et al.*, 2007a,b; 2008) (Fig. 4.1A). Esta última hipótesis, presenta a los “Coelophysoidea” como un grupo parafilético, dentro del cual *Zupaysaurus* se encuentra más cercanamente relacionado a *Dilophosaurus wetherilli* (y géneros relaciondos, e.g. *Criolophosaurus*) que a los Coelophysoidea “estrictos” (= Coelophysidae en Smith *et al.*, 2007a,b), siendo el taxón hermano de estos, neoceratosaurios y tetanuros.

- Caracteres neurocraneanos incluidos en la diagnosis de *Zupaysaurus rougieri* (Arcucci y Coria, 2003; Ezcurra y Novas, 2006): no hay.

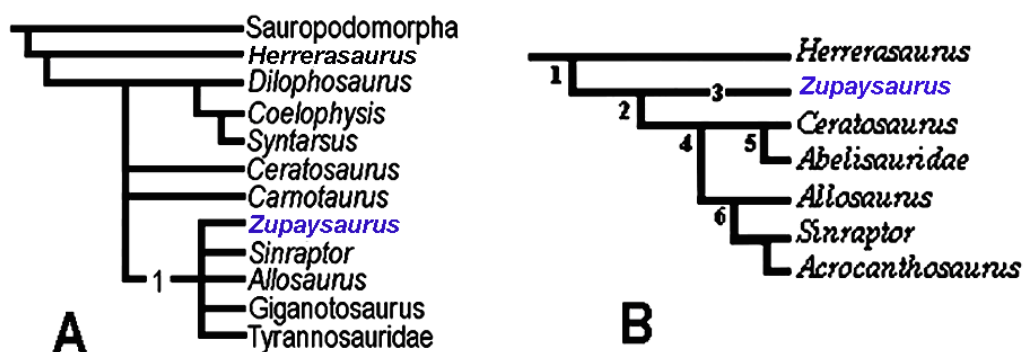


Fig. 4.2. Cladogramas simplificados de Arcucci y Coria (2003), 1: Tetanurae (A); y de Ezcurra y Novas (2006), 2: Neotheropoda, 3: Coelophysoidea (B).



3. *Piatnitzkysaurus floresi* Bonaparte 1979, del Jurásico medio de Chubut, es un tetanuro basal de tamaño mediano (alrededor de 4 m de largo según la reconstrucción de Bonaparte (1986, fig. 28, pág. 286)), que presenta afinidades con otros tetanuros, principalmente en base a comparaciones hechas con el postcráneo del espécimen. Bonaparte (1979, 1986) consideró a este taxón como un Carnosauria Allosauridae, concluyendo que el neurocráneo de *Piatnitzkysaurus* presenta una gran similitud con el neurocráneo de *Eustreptospondylus* Walker, 1964 (Huene, 1906, 1932), tetanuro basal del Caloviano Superior de Inglaterra (Holtz *et al.*, 2004). Rauhut (2004), por su parte, distingue en el neurocráneo de *Piatnitzkysaurus* y el espinosauroideo *Piveteausaurus*, dos posibles sinapomorfias: a) presencia de una fosa pituitaria subrectangular más ancha que alta, y b) distancia transversal entre los procesos basipterigoideos menor a la distancia transversal entre los tubérculos basales. Estudios filogenéticos más recientes, continúan posicionando a *Piatnitzkysaurus* como un tetanuro basal (e.g. Holtz *et al.*, 2004; Rauhut, 2003), si bien no lo incluyen dentro de los Carnosauria. Las variantes en esta última hipótesis, se dan en que para algunos autores *Piatnitzkysaurus* es un megalosáurido (Spinosauroidea) (Holtz *et al.*, 2004) (Fig. 4.3A), mientras que para otros este taxón se encuentra en una posición más plesiomórfica dentro de los tetanuros, como taxón hermano de Spinosauroidea (Rauhut, 2003; Smith *et al.*, 2007a) (Fig. 4.3B,C). Los materiales estudiados corresponden a un neurocráneo parcial y un frontal aislado (ambos con número de colección PVL 4073), los cuales probablemente no correspondan a un mismo individuo.

- Caracteres neurocraneanos incluidos en la diagnosis de *Piatnitzkysaurus floresi* (Bonaparte, 1986): 1. Profundas depresiones entre el cóndilo occipital y la *crista tuberalis*; 2. Receso timpánico lateral y cresta preótica más pronunciadas que en *Eustreptospondylus*.
- Autapomorfias mencionadas para *P. floresi* (Rauhut, 2004): 1. Procesos basipterigoideos cortos y comprimidos; 2. Presencia de receso paraesfenoidal; *receso basipterigoideo tan largo como alto* [nota: lo que el autor considera como receso basipterigoideo, corresponde en esta Tesis a la cámara inferior del receso timpánico lateral].

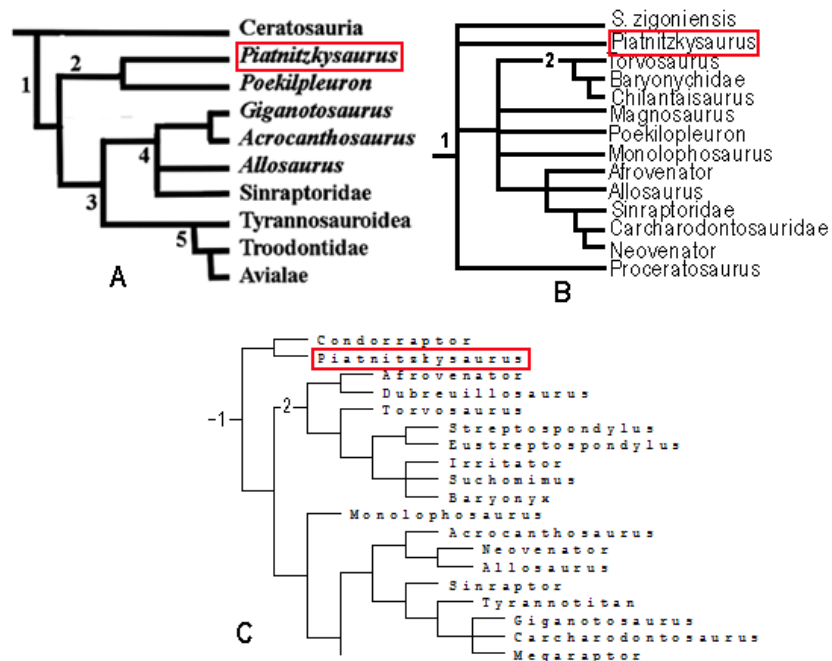


Fig. 4.3. Cladogramas simplificados de Holtz *et al.*, (2004) (A); Rauhut (2003) (B) y Smith *et al.* (2007a) (C). 1: Tetanurae, 2: Spinosauroidae

4. **Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411.** Este espécimen, proviene de la Formación Portezuelo, Cretácico Superior de la provincia del Neuquén. Los estudios anatómicos preliminares del postcráneo y cráneo del ejemplar indican que se trata de un terópodo celurosaurio (Coria y Currie, 2002b; Coria *et al.*, 2001). De este terópodo se han recuperado numerosos elementos que comprenden tanto a huesos postcraneos como craneanos. Entre estos últimos, el neurocráneo se ha preservado excepcionalmente completo, en tres dimensiones y de forma desarticulada del resto de los elementos craneanos recuperados, situación que facilitó el estudio del material en muchos aspectos. El neurocráneo de este terópodo se describe por primera vez en esta Tesis (Capítulo 3, sección 3.2.2.4). Presenta algunas características únicas con respecto al neurocráneo de otros terópodos, las cuales corresponderían a autapomorfias para este taxón. El ejemplar MCF-PVPH 411 no ha sido incluido en análisis filogenéticos previos, ya que el estudio del postcráneo y cráneo del animal está aún en curso.

5. Carcharodontosauridae. Los carcharodontosáuridos son dinosaurios terópodos no avianos de gran porte, que llegaron a alcanzar los 12,5 m de largo (Coria y Currie, 2006), compartiendo con los tiranosáuridos del hemisferio norte el puesto entre los dinosaurios carnívoros más grandes conocidos. Al igual que los abelisáuridos, los carcharodontosáuridos conforman un grupo monofilético (Coria y Currie, 2006; Novas *et al.*, 2005) de distribución gondwánica, con representantes tanto en África como en América del Sur. La radiación de estos gigantes se habría dado durante el Cretácico Temprano (Serenó *et al.*, 1996) compartiendo junto con los espinosáuridos el rol de máximos predadores en el supercontinente Gondwana hasta su extinción en el Cenomaniano-Turoniano, siendo reemplazados paulatinamente por los abelisauroides de menor tamaño (Coria y Salgado, 2005a,b; Novas *et al.*, 2005). Para Sudamérica, se conocen tres especies de carcharodontosáuridos registradas en la Argentina: *Giganotosaurus carolinii* Coria y Salgado, 1995 y *Mapusaurus roseae* Coria y Currie, 2006, del Cenomaniano del norte de Patagonia, y *Tyrannotitan chubutensis* Novas, Valais, Vickers-Rich y Rich, 2005, del Aptiano de la provincia de Chubut. *Giganotosaurus carolinii*, proveniente del Cretácico Superior (Cenoniano) de Neuquén, fue descrito de manera preliminar en base a un esqueleto con cráneo y postcráneo (Coria y Salgado, 1995) y solo se conocen restos fragmentarios de la mandíbula de un segundo individuo (Calvo y Coria, 2000). El neurocráneo de *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) se preservó prácticamente completo y se encuentra desarticulado del resto de los elementos craneanos, lo cual facilita en sobremanera su estudio. Este neurocráneo fue descrito en detalle con anterioridad por Coria y Currie (2002a) y es redescrito en esta Tesis (Capítulo 3, sección 3.2.2.5). De *Mapusaurus*, taxón del que se recuperaron al menos 7 individuos (Coria y Currie, 2006), se conocen numerosos restos craneanos desarticulados (que comprenden dientes aislados, dentarios, premaxilares, maxilares y cuadrados, entre otros) pero ningún resto neurocraneano. Esto ciertamente llama la atención puesto que los restos provienen de una importante acumulación monoespecífica de huesos en la que se esperaría encontrar elementos macizos y grandes como habrían sido los frontales, parietales o cóndilos occipitales de estos animales. Finalmente, el taxón que menos se conoce a partir de sus restos craneanos es *Tyrannotitan*, cuyos únicos materiales craneanos corresponden a dientes aislados y una mandíbula parcial (Novas *et al.*, 2005). *Carcharodontosaurus saharicus* Stromer 1931, es una forma del Cenomaniano

del norte de África que se conoce a partir de numerosos materiales. Estos incluyen dientes, restos craneanos y postcraneanos aislados, y un esqueleto parcial (Serenó *et al.*, 1996), cuyos restos craneanos comprenden un neurocráneo casi completo. Evidencia indirecta acerca de la osteología de este neurocráneo se conoce a partir de un trabajo publicado sobre la anatomía endocraneana del espécimen (Larsson, 2001). Una nueva especie recientemente descrita, *C. iguidensis* (Brusatte y Sereno, 2007), comprende un neurocráneo en buen estado de preservación. Análisis filogenéticos recientes (e.g. Holtz, *et al.*, 2004) consideran dentro Allosauroidae a las familias Allosauridae, Sinraptoridae y Carcharodontosauridae, y dentro de ésta última se incluye a *Acrocanthosaurus* (también en Carrano *et al.*, 2002 supl.; Harris, 1998; Sereno *et al.*, 1996; Rauhut, 2003) (Fig. 4.3A). Contrariamente, en otros análisis este último taxón es excluido de los Carcharodontosauridae, y si bien la relación entre (*Allosaurus* + *Sinraptor* + *Acrocanthosaurus* + *Carcharodontosaurus*) se mantiene a otro nivel (Allosauroidae), *Acrocanthosaurus* aparece como el taxón hermano de *Allosaurus* (Fig. 4.3C) y no de *Carcharodontosaurus*. En análisis más recientes, *Carcharodontosaurus*, *Tyrannotitan*, *Giganotosaurus* y *Mapusaurus* forman el clado Carcharodontosauridae, el cual se encuentra más estrechamente relacionado con los sinraptoridos (Currie y Carpenter, 2000; Coria y Currie, 2006; Novas *et al.*, 2005) (Fig. 4.3B,C). En el presente análisis filogenético, se sigue esta última hipótesis, por lo que no se considera a *Acrocanthosaurus* como un carcharodontosáurido.

- Caracteres neurocraneanos incluidos en la diagnosis de *Giganotosaurus carolinii* (Coria y Salgado, 1995): No hay.
- Caracteres neurocraneanos diagnósticos de Carcharodontosauridae (Coria y Currie, 2002a): 1. Fosa supratemporal restringida por un reborde frontoparietal que no se extiende sobre la superficie posterodorsal del frontal; 2. Foramen para el nervio craneano V detrás de la cresta nuchal; 3. Amplia área abierta ventromedial al proceso paraoccipital que expone la región del oído medio desde atrás; 4. Septo interorbitario osificado entre el esfenotmoides y el proceso cultriforme; 5. Ausencia de un reborde medial entre los forámenes del nervio VI; 6. Cuello del cóndilo occipital invadido internamente por un par de cavidades neumáticas unidas ventromedialmente.

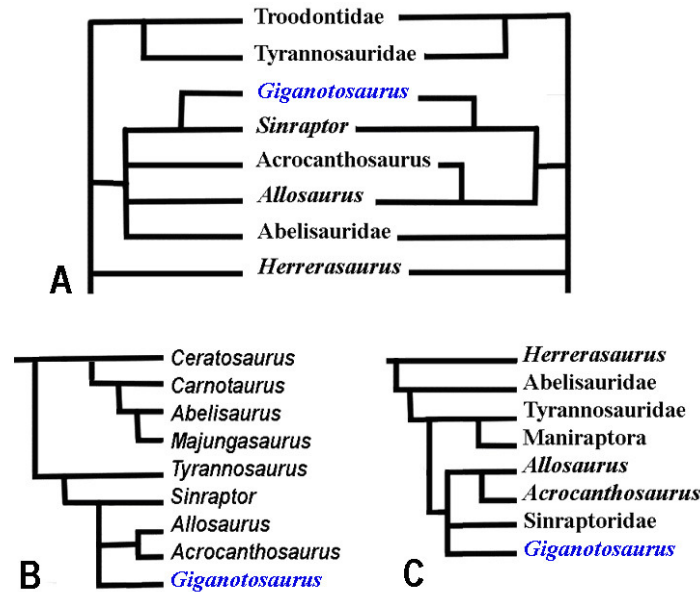


Fig. 4.4. Cladogramas simplificados de Coria y Currie (2002a) (A), Novas *et al.*, (2005) (B) y Coria y Currie (2006) (C).

6. *Abelisaurus comahuensis* Bonaparte y Novas 1985, *Carnotaurus sastrei* Bonaparte 1985 y *Aucasaurus garridoi* Coria, Chiappe y Dingus 2002, son abelisáuridos provenientes del Cretácico Superior del norte de Patagonia. Exceptuando a *Aucasaurus*, del cual únicamente se ha estudiado parte del postcráneo (Coria *et al.*, 2002), tanto los cráneos de *Abelisaurus* como de *Carnotaurus* han sido descritos con anterioridad, si bien no se prestó particular atención a la anatomía neurocraneana exceptuando el techo craneano (Bonaparte 1985; Bonaparte y Novas, 1985; Bonaparte *et al.*, 1990). Al igual que los carcharodontosáuridos, este grupo de terópodos presenta una distribución gondwánica, siendo conocidos para el Cretácico Tardío de América del Sur (Bonaparte, 1985, 1991, 1996; Bonaparte y Novas, 1985; Bonaparte *et al.*, 1990; Coria y Salgado, 1998; Canale *et al.*, 2006; Coria *et al.*, 2002a, 2006; Lamanna *et al.*, 2002; Martínez *et al.*, 1986, 1993; Novas *et al.*, 2008), India (Chatterjee, 1978; Chatterjee y Rudra, 1996; Novas *et al.*, 2004), Madagascar (Sampson *et al.*, 1996; Sereno *et al.*, 1994, 1996, 1998) y África (Mahler, 2005; Sereno *et al.*, 2004; Wilson *et al.*, 2003). De Madagascar e India, se conoce el neurocráneo completo de *Majungasaurus crenatissimus* (Sampson y Witmer, 2007; Sampson *et al.*, 1998) y los neurocráneos parciales asignados a *Indosuchus raptorius* e *Indosaurus matleyi* (Novas *et al.*, 2004), mientras que *Rugops primus* (Sereno *et*

*al.*, 2004) registrado en África, presenta un cráneo y neurocráneo parciales. Abelisauridae es una familia definida en base a caracteres craneanos (Bonaparte *et al.*, 1990), aunque no particularmente neurocraneanos. Las relaciones filogenéticas entre los abelisáuridos han sido estudiadas por largo tiempo y los análisis filogenéticos han reafirmado la monofilia del grupo en repetidas ocasiones (Lamanna *et al.*, 2002). Una de las características neurocraneanas más llamativas de los abelisáuridos es la ornamentación o rugosidad presente en los elementos dérmicos del cráneo, que puede incluir la presencia de estructuras pares o impares en forma de cuerno. El aumento del espesor del techo craneano, la presencia de estructuras en forma de cuerno y la robustez de los procesos supraorbitales caracterizan a los abelisáuridos más derivados del Cretácico Tardío (Serenó *et al.*, 2004).

En Argentina, solo se recuperaron restos neurocraneanos para *Abelisaurus* (MPCA 11.098), *Carnotaurus* (MACN-CH 894), *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236), *Ekrixinatosaurus* (MUCPV 294); *Ilokelesia* (MCF-PVPH 35), y un abelisáurido indeterminado de Neuquén (MMCH-PV 49) (Canale *et al.*, 2006). Los neurocráneos de *Carnotaurus sastrei* y *Majungasaurus crenatissimus* (Sampson y Witmer, 2007), constituyen el mejor material recuperado hasta el momento entre los representantes de esta familia de terópodos, en cuanto a la cantidad de elementos recuperados y a la calidad de preservación del material. *Abelisaurus comahuensis* fue diagnosticado a partir de un cráneo parcial (Bonaparte, 1991; Bonaparte y Novas, 1985). Dichos restos (MPCA 11.098), son los únicos elementos esqueléticos recuperados del ejemplar, y no se conocen al día de la fecha elementos postcraneanos adjudicados a esta especie. *Aucasaurus*, es un terópodo de tamaño mediano (la longitud de este ejemplar se estima en unos 6 metros), cuyos restos neurocraneanos corresponden a un neurocráneo parcial. Este neurocráneo se describe por primera vez en esta Tesis, ya que al momento del acuñamiento de la especie, el material craneano se encontraba aún bajo preparación (Coria *et al.*, 2002). El material neurocraneano de *Ilokelesia* es extremadamente fragmentario y comprende solamente un cóndilo occipital y fragmentos asociados del basioccipital, basiesfenoides y exoccipitales. Los neurocráneos de *Ekrixinatosaurus* y del abelisáurido indet. MMCH-PV 49 no fueron descritos en esta Tesis debido a que se encuentran aún bajo estudio y preparación.

- Caracteres neurocraneanos incluidos en la diagnosis de *Aucasaurus garridoi* (Coria *et al.*, 2002): No hay.
- Caracteres neurocraneanos incluidos en la diagnosis de *Abelisaurus comahuensis* (Bonaparte y Novas, 1985): 1. Región interorbitaria ancha, y con un contacto lateral externo al lagrimal y postorbital, formando una protuberancia orbitaria; 2. Gran desarrollo de la cresta preótica y marcada constricción lateral del basiesfenoides.
- Caracteres neurocraneanos incluidos en la diagnosis de *Carnotaurus sastrei* (Bonaparte, 1985; Bonaparte *et al.*, 1990): 1. Prominentes cuernos frontales; 2. Fenestra supratemporal pequeña, con el parietal (y escamoso) formando una pared posterior alta.

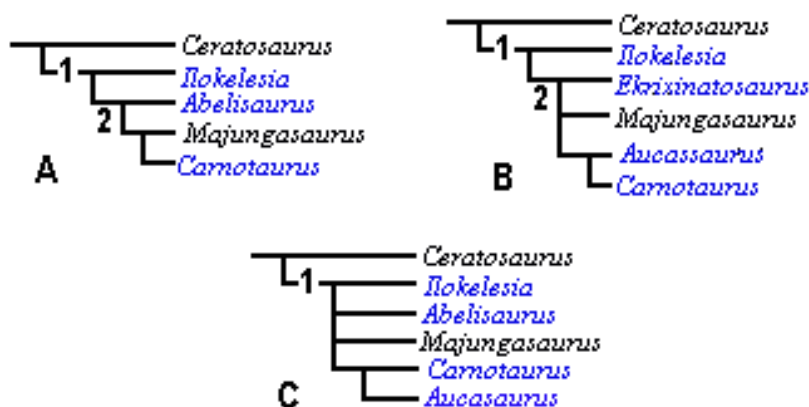


Fig. 4.5. Cladograma simplificado de Neoceratosauria (basado en los análisis de Carrano *et al.*, 2002; Sereno *et al.*, 2004; Tykoski y Rowe, 2004 y Wilson *et al.*, 2003). 1: Abelisauroides, 2: Abelisauridae (A); modificado de Calvo *et al.*, (2004) (B); modificado de Coria *et al.*, (2002). 1: Abelisauridae (C).

Teniendo en cuenta solo los taxones argentinos con restos craneanos preservados, en la mayoría de los análisis filogenéticos realizados previamente (en los cuales no siempre están representados los mismos taxones terminales), la familia Abelisauridae está constituida por *Abelisaurus*, *Aucasaurus*, *Ekrixinatosaurus*, *Carnotaurus* e *Ilokelesia* (Coria *et al.*, 2002; Carrano y Sampson en prensa en Krause, *et al.*, 2007; Sereno *et al.*, 2004) (Fig. 4.5C). Este último taxón queda por

fuera del clado abelisauridae en algunos análisis, considerado entonces como un abelisauroideo (Carrano *et al.*, 2002; Tykoski y Rowe, 2004) (Fig. 4.5A). En algunos análisis filogenéticos, *Carnotaurus* está más estrechamente relacionado con *Aucasaurus* (Coria *et al.*, 2002; Calvo *et al.*, 2004) (Fig. 4.5B,C), mientras que en otros se lo muestra como el taxón hermano de *Majungasaurus* (Carrano *et al.*, 2002; Sereno *et al.*, 2004; Wilson *et al.*, 2003) (Fig. 4.5A). Llamativamente, en el análisis filogenético de Carrano y Sampson (en prensa) mostrado por Krause *et al.*, (2007), *Carnotaurus* está más relacionado con *Ilokelesia* (ver sección 4.4.1) que con *Abelisaurus* y *Aucasaurus*, siendo *Ekrixinatosaurus* el más basal de los abelisáuridos registrados en la Argentina. Debido a lo fragmentario del neurocráneo de *Ilokelesia*, no fue posible contrastar dicha hipótesis con caracteres neurocraneanos en esta Tesis.

### 4.3. Material y métodos

#### 4.3.1. Taxones y fuentes de información

Los taxones utilizados en este análisis filogenético están listados en la tabla 4.2 (sección 4.4 de este capítulo), mientras que los materiales asignados se encuentran listados en las tablas 2.1 y 2.2 (Capítulo 2). De los 29 taxones incluidos en el presente análisis filogenético, 18 taxones (1 taxón del grupo externo y 17 del grupo interno) fueron estudiados por la autora durante la realización de esta Tesis. Los 11 taxones restantes fueron estudiados a partir de bibliografía (e.g. matrices de análisis filogenéticos, descripciones e ilustraciones) y otras fuentes de información (e.g. fotografías digitales y tomografías computadas personales o disponibles en la red: [www.digimorph.org](http://www.digimorph.org)). Los caracteres neurocraneanos tomados exclusivamente a partir de bibliografía corresponden a 1 taxón del grupo externo y 7 taxones del grupo interno, mientras que de los 3 taxones restantes (*Acrocanthosaurus atokensis* (Stovall y Langston, 1950), *Ceratosaurus nasicornis* (Sanders y Smith, 2005) y *Allosaurus* (Gilmore, 1920)) también se contó con fotografías digitales de alta calidad y tomografías computadas (tabla 4. 1). Las fotografías fueron cedidas gentilmente por J. Canale, y las tomografías por P.J. Currie. Todas las observaciones y comentarios hechos sobre los taxones en el presente Capítulo, están basados en los ejemplares mencionados en las tablas 2.1. y 2.2, en caso contrario la fuente (referencia bibliográfica) estará indicada entre paréntesis.



Tabla 4.1. Listado de taxones estudiados a partir de la bibliografía.

<b>Taxón</b>	<b>Fuente de información</b>
<b>Grupo externo</b>	
<i>Plateosaurus</i> sp.	Galton, 1984, 1985a,b
<b>Grupo interno</b>	
<i>Acrocanthosaurus atokensis</i>	Allain, 2002 Currie y Carpenter, 2000 Welles y Langston, sin publicar
<i>Allosaurus fragilis</i>	Allain, 2002 Coria y Currie, 2006 Currie y Carpenter, 2000 Gilmore, 1920 Norell y Makovicky, 2002 Rauhut, 2003
<i>Ceratosaurus nasicornis</i>	Gilmore, 1920 Madsen y Welles, 2000 Sanders y Smith, 2005
<i>Dilophosaurus wetherilli</i>	Welles, 1984 Smith <i>et al.</i> , 2007a
<i>Irritator challengeri</i>	Sues <i>et al.</i> , 2002
<i>Majungasaurus crenatissimus</i>	Sampson y Witmer, 2007a
<i>Piveteausaurus divensis</i>	Taquet y Welles, 1977
<i>Poekilopleuron? valesdunensis</i>	Allain, 2002 Rauhut, 2003
<i>Syntarsus</i> sp.	Raath, 1977, 1985 Tykoski, 1998, 2005
<i>Velociraptor</i> sp.	Barsbold y Osmólska, 1999 Norell <i>et al.</i> , 2004

### 4.3.2. Definición y distribución de los caracteres neurocraneanos utilizados en el análisis filogenético

1. **Frontal-parietal, orientación de la sutura frontoparietal en vista dorsal:** La sutura frontoparietal se considera transversal siempre y cuando se disponga de forma transversal al eje axial del cráneo, se trate de una línea más o menos recta (e.g. *Troodon* sp.) (Fig. 2.17A), o de una sutura sumamente interdigitada (e.g. *Sinraptor* (IVPP 10600) y *Allosaurus* (UUVP 5961) (Fig. 2.10B).

Codificación: Sutura frontoparietal transversal (0); no transversal, en forma de “V” (1); frontales y parietales fusionados de manera indistinguible (2). (Modificado de Currie *et al.*, 2003, carácter 15).

2. **Frontal-parietal, engrosamiento de la sutura:** La sutura frontoparietal puede ser un contacto superficialmente liso en el techo craneano, o puede estar engrosada por acumulación de hueso sobre la misma (Currie y Zhao, 1993b), y debido a esto proyectarse brevemente hacia la fosa supratemporal. Este engrosamiento de la sutura probablemente indica una separación entre paquetes musculares en la fosa supratemporal, y se observa tanto en individuos sub-adultos (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 y *Daspletosaurus* (TMP 2001.30.01)), como en adultos (e.g. *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236) y *Gorgosaurus* (TMP 94.12.602)).

Codificación: Sutura frontoparietal no engrosada (0); engrosada (1).

3. **Parietales, grado de fusión:** La importancia de este carácter, a diferencia de lo que ocurre con el frontal, radica en que los parietales generalmente se fusionan entre sí tempranamente durante la ontogenia del animal (Currie, 1997a), por lo que la presencia de suturas claras entre los parietales en individuos subadultos o adultos (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH-411, *Piveteausaurus divensis* (Taquet y Welles, 1977)), podría tener alguna significancia taxonómica (Fig. 4.6B).

Codificación: Sutura interparietal: visible (0); no visible, parietales fusionados (1). (Norell *et al.*, 2001, carácter 49; Hwang *et al.*, 2004, carácter 47; Xu *et al.*, 1999, carácter 36).

**4. Parietal, cresta nugal en vista dorsal:** la cresta nugal es una estructura básicamente laminar que en la mayoría de los terópodos se dispone en un plano vertical, si bien se dispone en un plano inclinado posteroventralmente en los carcharodontosáuridos y probablemente en *Ekrixinatosaurus* (en este último la inclinación podría deberse a deformación diagenética). Cuando la cresta nugal se dispone de manera perpendicular al plano axial, en vista dorsal se observa como una línea transversal (e.g. abelisáuridos, *Sinraptor* (IVPP 10600), tiranosáuridos, *Troodon* (TMP 79.08.01) y *Struthiomimus* (TMP 90.26.01)) (Fig. 4.6A), mientras que si sus extremos están dirigidos posterolateralmente, tiene forma de “V” con el vértice dirigido hacia delante (e.g. *Herrerasaurus* (PVSJ 407), *Piveteausaurus* (Taquet y Welles, 1977), celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 y *Ceratosaurus* (MWC 1)) (Fig. 4.6B). En el caso particular de los carcharodontosáuridos (Fig. 3.55), si bien la cresta nugal se dispone en un plano posteroventralmente inclinado, esta es transversal al eje axial.

Codificación: Cresta nugal vertical, en forma de “V” en vista dorsal (0); vertical y transversal al eje axial (1); no vertical (posteroventralmente inclinada) pero transversal al eje axial (2).

**5. Cresta nugal, altura:** La cresta nugal puede estar bien desarrollada y sin embargo no sobrepasar dorsalmente el nivel interorbitario del techo craneano (e.g. troodontidos), o puede ser alta y sobrepasar dorsalmente el techo craneano al nivel interorbitario (e.g. tiranosáuridos y abelisáuridos) (Fig. 4.15). Si bien se dijo que la altura de la cresta nugal en tiranosáuridos presenta una variación entre baja y alta (Russell, 1970), estudios más recientes realizados sobre series ontogenéticas no terminan de demostrar esto último (Carr y Williamson, 2004).

Codificación: Cresta nugal: baja (0); alta, sobrepasando el nivel del techo craneano (1) (modificado de Coria y Currie, 2002a, carácter 11).

6. **Parietal, cresta sagital:** En la mayoría de los terópodos no avianos, el parietal no conforma una cresta sagital, excepto en tiranosáuridos y troodontidos (Currie y Zhao, 1993b), siendo la presencia de esta cresta una condición derivada dentro de los Theropoda. En algunos terópodos, las fosas supratemporales pueden estar muy próximas entre sí, separadas por una barra sagital transversalmente angosta (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411), incluso con forma de cresta (e.g. abelisáuridos), pero en ninguno de esos casos hay una verdadera cresta sagital desarrollada. Se dice entonces, que las fosas supratemporales son casi confluentes o que están separadas por una barra sagital delgada. La barra sagital es transversalmente ancha y plana en *Herrerasaurus ischigualastensis*, *Zupaysaurus rougieri* y en numerosos tetanuros basales como *Piveteausaurus* (Taquet y Welles, 1977), *Sinraptor dongi*, *Allosaurus fragilis* y *Acrocanthosaurus atokensis* (Fig. 4.7B).

Codificación: Cresta sagital ausente, fosas supratemporales próximas entre sí al menos posteriormente (0); cresta sagital ausente, fosas alejadas entre sí (1); cresta sagital presente (2) (modificado de Coria y Currie, 2002a).

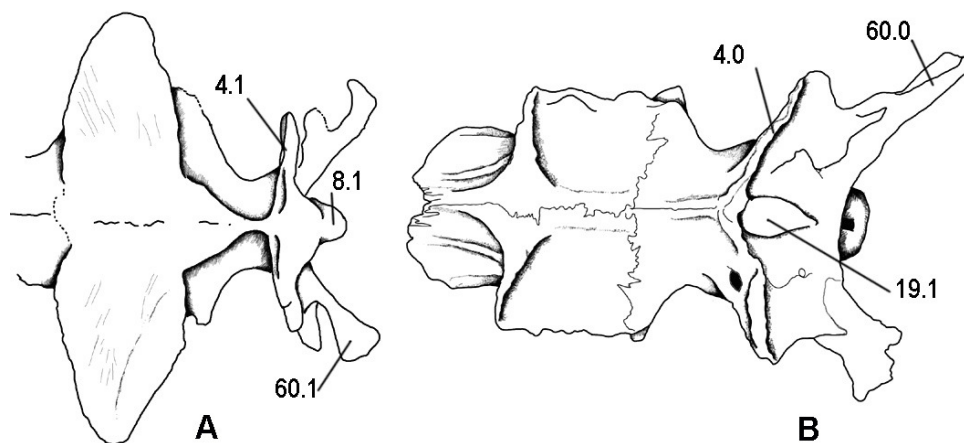


Fig. 4.6. Techo craneano en vista dorsal de *Carnotaurus* (MACN-CH 894) (A) y del celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 (B). No a escala

7. **Parietal, desarrollo de un proceso anteromedial:** En algunos terópodos, el parietal desarrolla una cuña anteromedial que separa posteriormente los frontales. Esta cuña probablemente se desarrolla para evitar quinesis entre los elementos del techo

craneano. En los distintos taxones con un proceso anteromedial del parietal, la configuración del contacto frontoparietal no es la misma. Cuando el proceso medial del parietal es solo anterodorsal, el mismo afecta únicamente dorsalmente a los frontales, por lo que la sutura frontoparietal tiene forma de V dorsalmente pero es transversal en vista ventral o endocraneal (e.g. *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), terópodo indet. MCF-PVPH 320 (Paulina Carabajal y Coria, 2005) (Fig. 2.16). Por el contrario, en el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, el proceso medial del parietal es anteroventral, y la sutura frontoparietal tiene forma de V endocranealmente pero es transversal dorsalmente, en el techo craneano (Fig. 3.29). Finalmente, en los tiranosáuridos el proceso anteromedial del parietal es una cuña que afecta todo el espesor del parietal, por lo que el contacto frontoparietal tiene forma de V tanto endocranealmente como dorsalmente (Figs. 4.7A, 2.9). En los terópodos donde no se desarrolla esta cuña, la inmovilización de los elementos del techo craneano se logra mediante suturas frontoparietales transversales, en algunos casos sumamente interdigitadas (e.g. *Sinraptor* (IVPP 10600) y *Allosaurus* (UUV 5961, Fig. 4.7B)). Estudios realizados sobre el cráneo de *Allosaurus* relacionan la morfología de la sutura frontoparietal (además de la interfrontal) con la disipación de las fuerzas de tensión durante la mordida (Rayfield *et al.*, 2001).

**Codificación:** Proceso anteromedial (dorsal y/o ventral) del parietal separando posteriormente ambos frontales, ausente (0); presente (1) (modificado de Currie *et al.*, 2003, carácter 15).

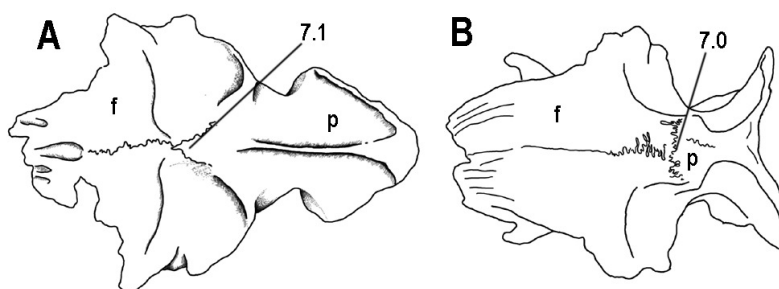


Fig. 4.7. Techo craneano en vista dorsal de Tyrannosauridae (TMP 81.09.01) (A) y *Allosaurus fragilis* (UUV 5961) (B).

8. **Parietal, proyección posteromedial sobre el supraoccipital:** Bonaparte (1991) es el primero en hacer referencia a este carácter, reconociendo en los abelisáuridos una proyección posteromedial del parietal en forma de lengua, que se apoya sobre el supraoccipital (elemento que a su vez emite una proyección posterior). La proyección posterodorsal del parietal, presente en neoceratosaurios, tiene forma de diamante en vista dorsal pero solo el sector posterior corresponde a la proyección medial del parietal que solapa el supraoccipital. Algunos autores hacen referencia solo a la proyección del parietal, mientras que otros denominan “proceso posterior” a la proyección posteromedial formada tanto por el parietal como por el supraoccipital (Sampson y Witmer, 2007). Si bien ambas estructuras están estrechamente relacionadas, la proyección en forma de lengua del parietal sobre el supraoccipital no es equivalente a la proyección posterodorsal del parietal. Holtz (1994) utiliza el carácter “parietales proyectados dorsalmente” pero no da ninguna especificación. En esta Tesis, se discrimina por un lado la proyección posterodorsal del parietal, presente en abelisáuridos y en *Ceratosaurus* (calco de MWC1), y por otro lado la proyección posteromedial del parietal que se apoya sobre la protuberancia supraoccipital, presente en neoceratosaurios, en carcharodontosáuridos y en sinraptóridos.

Codificación: Parietal, proyección posteromedial que solapa el supraoccipital ausente (0); presente (1) (Coria y Currie, 2002a, carácter 14; Rauhut, 2003 carácter 42).

9. **Proceso posterodorsal medial del parietal:** La proyección posterodorsal del parietal, se eleva por encima del nivel del sector interorbitario del techo craneano y es característica de los neoceratosaurios. Esta proyección forma en general una pequeña superficie en forma de diamante en vista dorsal, justo por delante de la cresta nuchal (Fig. 4.6A). El extremo posteromedial de este proceso corresponde a la proyección posterior del parietal que solapa al supraoccipital en neoceratosaurios y carcharodontosáuridos. El proceso posterodorsal del parietal genera una diferencia de altura entre este elemento y el frontal, que puede ser relativamente baja y gradual (e.g. *Ceratosaurus*, *Abelisaurus*, *Aucasaurus* y *Ekrixinatosaurus*) (Fig. 4.15A), o alta y generada abruptamente (e.g. *Carnotaurus* y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007)) (Fig. 4.15B).

Codificación: proceso posterodorsal del parietal ausente (0); presente pero poco elevado con respecto al resto del techo craneano (1); presente y sumamente elevado sobre el resto del techo craneano (2).

**10. Parietal, margen medial de la fosa supratemporal:** Los márgenes mediales de las fosas supratemporales (sector formado por el parietal), pueden ser paralelos y estar muy cercanos entre sí (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, abelisáuridos) (Fig. 4.9C,D), e incluso confluir sobre la línea media (e.g. tiranosáuridos, *Troodon*) (Fig. 4.9A). En otros terópodos, los márgenes mediales de las fosas son paralelos, pero están ampliamente separados por una barra sagital plana (e.g. *Herrerasaurus*, *Zupaysaurus*, *Poekilopleuron? valesdunensis* (Allain, 2002), *Piveteausaurus* (Taquet y Welles, 1977), *Allosaurus*, *Acrocanthosaurus*, *Sinraptor*, carcharodontosáuridos, *Struthiomimus* (TMP 90.26.01)) (Fig. 4.9B). En el estado primitivo, presente en el prosaurópodo *Adeopapposaurus*, los márgenes mediales de las fosas son paralelos posteriormente pero divergentes anteriormente (Martínez, en prensa).

Codificación: Márgenes mediales de las fosas supratemporales anteriormente divergentes y posteriormente paralelos y cercanos entre sí (0); paralelos en toda su extensión y cercanos a la línea media (1); paralelos pero alejados de la línea media, separados por una barra sagital ancha y plana (2).

**11. Largo del parietal en relación al largo del frontal:** Al graficar la distribución del carácter se obtuvieron tres rangos, si bien solo dos están bien definidos (gráfico 4.1) Al igual que en el prosaurópodo *Adeopapposaurus* (PVSJ 610), en la mayoría de los terópodos estudiados el parietal es aproximadamente igual al 50% del largo del frontal (e.g. *Herrerasaurus* (PVSJ 407), *Allosaurus* (UUVP 5961), tiranosáuridos (e.g. *Tyrannosaurus* (LACM 150167), *Gorgosaurus* (TMP 94.12.602), *Daspletosaurus* (TMP 85.62.1, TMP 201.36.01) y *Albertosaurus* (TMP 86.64.01) y probablemente en los abelisáuridos). En el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 y en *Troodon* (TMP 79.08.01), el parietal es más largo que el 50% del frontal, mientras que en otros terópodos el parietal es sustancialmente más corto que el frontal, siendo menor al 50% del frontal (e.g. *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), *Zupaysaurus* (PULR 076), tal vez *Ceratosaurus* (calco de MWC 1), o el dromeosáurido *Velociraptor* (Barsbold y

Osmólska, 1999), cuyo frontal es cuatro veces el largo del parietal). El largo del parietal aparentemente solo supera el largo del frontal en los oviraptorosaurios (Osmólska *et al.*, 2004; Rauhut, 2003).

Codificación: Largo del parietal igual o menor al 50% (0); mayor al 50% (1) del largo del frontal (modificado de Maryanska *et al.*, 2002, carácter 26).

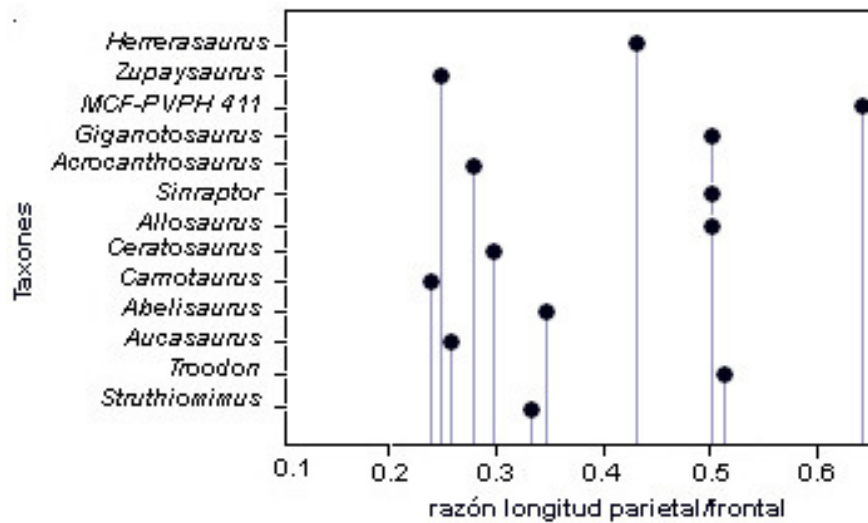


Gráfico 4.1. Gráfico que muestra la distribución del carácter 11, *largo del parietal en relación al largo del frontal*, en los terópodos estudiados.

## 12. Frontal individual, longitud:

Codificación: Longitud del frontal individual dos veces o más su ancho transversal (0); menos de dos veces o igual (1).

**13. Forma del frontal individual:** La posibilidad de que la forma del frontal varíe durante la ontogenia (Currie, com. pers.), agrega incertidumbre acerca del valor filogenético de este carácter. En este sentido, incluir en el análisis individuos del mismo estadio ontogenético es lo más adecuado. En la mayoría de los terópodos estudiados, el frontal es largo y rectangular o subtriangular con una leve expansión posterior a la órbita (e.g. *Herrerasaurus* (PVSJ 407) y *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073)) (Fig. 4.8A), mientras que el frontal es corto (ancho aproximadamente igual al largo) y



de forma cuadrangular en los tiranosáuridos y abelisáuridos (Fig. 4.8C). En los troodontidos, ornitomimosaurios, y en *Syntarsus*, los frontales son largos y triangulares (Rauhut, 2003), presentando un proceso postorbital bien proyectado lateralmente (Fig. 4.8B).

**Codificación:** Frontal axialmente mas largo que ancho, de forma subrectangular o subtriangular (0); largo y triangular, con procesos postorbitales pronunciados (1); corto (largo y ancho aproximadamente iguales) y de forma cuadrangular (2) (modificado de Holtz, 1994, carácter 65; Rauhut, 2003, carácter 36).

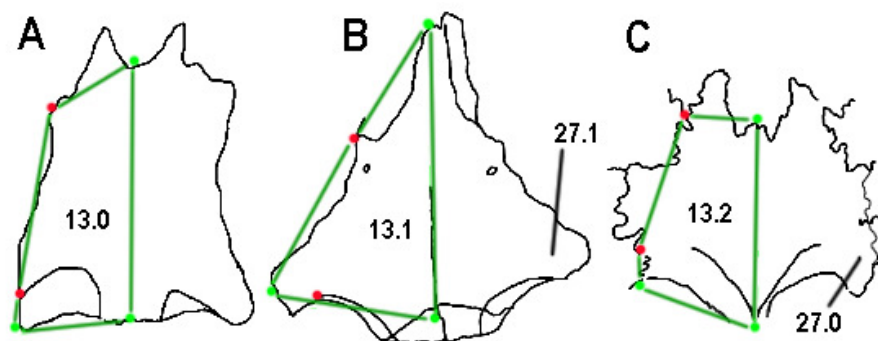


Fig. 4.8. Frontales en vista dorsal de *Herrerasaurus* (PVSJ 407) (A), *Troodon* (TMP 82.19.23) (B) y *Abelisaurus* (MPCA 11.098) (C). Los puntos verdes indican el contacto frontoparietal, el contacto frontonasal anterior y máxima proyección lateral del proceso postorbital del frontal; los puntos rojos indican el contacto frontal-prefrontal y el margen anterior de la fosa supratemporal. No a escala.

**14. Frontal, grado de participación en la bóveda orbitaria:** La parte orbitaria del frontal se proyecta transversalmente formando la bóveda orbitaria. La relación entre el ancho transversal de la parte del frontal que techa la cavidad endocraneana y la parte orbitaria es igual o menor a 0.4 en la mayoría de los terópodos no avianos (e.g. *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), *Sinraptor* (IVPP 10600), *Allosaurus* (UUVF 5961), abelisáuridos (MCF-PVPH 236), tiranosáuridos (TMP 81.09.01) y *Troodon* (TPM 79.08.01)) (Fig. 4.19B), mientras que es de 0.5 en algunos terópodos (e.g. celurosauio indet. MCF-PVPH 411 y MCF-PVPH 320), donde la parte orbitaria del frontal es transversalmente corta (Fig. 4.19A).

Codificación: Frontal, relación entre el ancho transversal del sector que techa el endocráneo y el sector orbitario igual o menor a 0.4 (sector orbitario mayor) (0); aproximadamente de 0.5 (ambos sectores aproximadamente iguales) (1).

**15. Frontales, ornamentación:** La ornamentación del frontal y otros elementos del techo craneano (e.g. parietal, nasal), es un carácter que ha sido utilizado en diversos análisis filogenéticos (e.g. Sereno *et al.*, 2003). En general hay un acuerdo generalizado entre los autores de que no se trata de un carácter diagnóstico para ningún grupo de terópodos, excepto tal vez para los abelisáuridos (e.g. desarrollo de estructuras en forma de cuerno) (Fig. 4.15B).

Codificación: Frontales lisos, sin ornamentación (0); con ornamentación (1); con ornamentación y desarrollo de estructuras en forma de cuerno (2) (modificado de Sereno *et al.*, 2003, carácter 48).

**16. Frontal, longitud:**

Codificación: Largo del frontal individual: mayor (0); aproximadamente igual o menor (1) que el ancho interorbital transversal del par de frontales. (modificado de Allain, 2002, carácter 21).

**17. Frontales, superficie dorsal:** Cuando el frontal es un elemento básicamente plano y horizontal, tanto los laterales como el contacto interfrontal están en el mismo plano (e.g. *Herrerasaurus* (PVSJ 407)) o bien el margen orbitario puede estar levemente elevado con respecto al sector interorbital del techo craneano, como en los abelisáuridos (e.g. *Aucasaurus*, *Abelisaurus*). Cuando los bordes laterales de cada frontal están en un nivel inferior al contacto interfrontal, se trata de un frontal cuya superficie dorsal está inclinada lateroventralmente (el par de frontales forma un techo a dos aguas). Otro caso se da cuando el elemento es mayormente plano pero con el sector posterior globoso (e.g. *Troodon* y *Struthiomimus*).

Codificación: Superficie dorsal del frontal: plana, horizontal (0); inclinada lateroventralmente (1); tercio posterior globoso, curvo en vista lateral (2).

### 18. Frontal, contacto con el nasal:

Codificación: Los frontales terminan abruptamente anteriormente, la sutura frontonasal es transversal (0); se angostan anteriormente en dos cuñas que se proyectan por delante del contacto interfrontal, sutura frontonasal en forma de W (1); se angostan formando una única cuña medial entre los nasales, sutura frontonasal en forma de V (2) (modificado de Norell *et al.*, 2001, carácter 43).

19. **Frontal, fosa cerebral:** La fosa cerebral es la impresión del hemisferio cerebral en la cara ventral (endocraneana) de cada frontal. Una fosa profunda caracteriza los frontales de los maniraptoriformes, en correlación con sus altos índices de encefalización (Larsson *et al.*, 2000).

Codificación: Frontal con una fosa cerebral profunda: ausente (0); presente (1) (Allain, 2002, carácter 12).

20. **Frontal, desarrollo de una proyección ventral que delimita medialmente la órbita:** En *Troodon* (e.g. TPM 79.08.01) y en terópodos avianos (Currie, 1985), se observa una proyección ventral del frontal formando una pared medial para los globos oculares. Esta proyección no se desarrolla en el resto de los terópodos estudiados.

Codificación: Delimitación medial de la órbita en la cara ventral de los frontales: no expandida ventralmente (0); expandida ventralmente, formando un reborde pronunciado para los globos oculares (1).

21. **Fosa supratemporal, orientación:** En la mayoría de los terópodos la fosa supratemporal se orienta dorsoventralmente, si bien en algunos (e.g. *Giganotosaurus* y en *Sinraptor* (Coria y Currie, 2002a)) la fosa supratemporal se orienta de forma posteroventral. Acompañan esta disposición posteroventralmente inclinada, algunos de los elementos circundantes como son el supraoccipital y el parietal.

Codificación: Fosa supratemporal orientada: dorsoventralmente (0); anterodorsal-posteroventralmente (1) (Coria y Currie, 2002a, carácter 8).

22. **Fosas supratemporales:** Los terópodos se caracterizan por tener fosas supratemporales separadas por una distancia transversal que nunca es mayor que el largo del parietal (Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002). Dentro de dichos parámetros, ambas fosas supratemporales pueden estar separadas por una barra sagital plana y relativamente ancha (e.g. *Herrerasaurus* (PVSJ 407), *Sinraptor* (IVPP 10600), *Zupaysaurus* (PULR 076), *Struthiomimus* (TMP90.26.01) y *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1)) (Fig. 4.9B); pueden estar muy cerca entre sí al menos en el parietal (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, abelisáuridos) (Fig. 4.9C,D), o pueden confluir sobre la línea media y quedar separadas por una verdadera cresta sagital (e.g. tiranosáuridos y troodontidos) (Fig. 4.9A).

Codificación: Fosas supratemporales contactan entre sí posteriormente, pero separadas anteriormente por una placa triangular (0); separadas por una barra sagital de bordes paralelos y ancho variable (1); confluyen sobre los parietales, los que forman una cresta sagital (2) (modificado de Rauhut, 2003, carácter 43; Smith *et al.*, 2007a).

23. **Fosa supratemporal, borde anterior:** El margen anterior de la fosa supratemporal está marcado dorsalmente sobre el frontal. Puede ser transversalmente recto y formar un ángulo de aproximadamente 90° con el borde medial (e.g. terópodo indet. MCF-PVPH 320, Fig. 2.16A); o ser curvo y cóncavo hacia atrás, y contactar gradualmente con el margen medial de la fosa (e.g. *Herrerasaurus* (PVSJ 407)) (Fig. 4.9B). En el caso particular del ejemplar MCF-PVPH 411 (Fig. 4.9D), el margen anterior de la fosa supratemporal forma con el margen medial un ángulo que es mayor a los 90°, como aparentemente también ocurre en el espinosáurido *Suchomimus tenerensis* (Sereno *et al.*, 1998, fig. 2C) y en dromeosáuridos, donde el margen anterior se caracteriza además por su forma sigmoidal en vista dorsal (Norell y Makovicky, 2004).

Codificación: Borde anterior de la fosa supratemporal formando un arco cóncavo hacia atrás (no recto) (0); principalmente recto y transversal al eje axial (1); ampliamente abierto hacia delante (2).

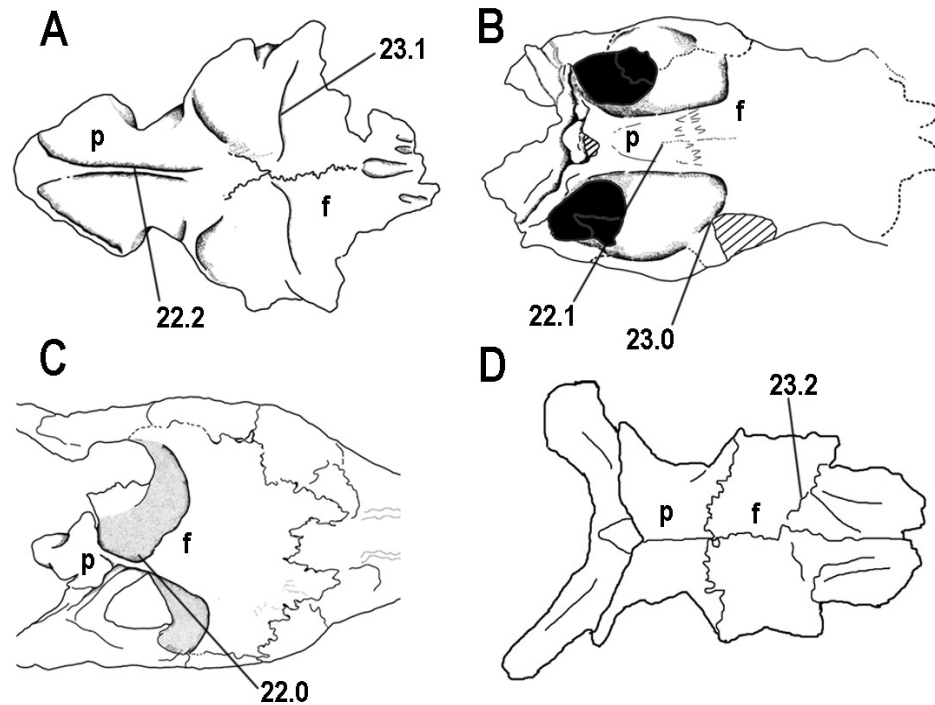


Fig. 4.9. Techo craneano en vista dorsal de *Tyrannosaurus* (TMP 81.09.01), (A); *Herrerasaurus* (PVSJ 407) (B); *Abelisaurus* (MPCA 11.098), (C) y el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 (D). No a escala.

**24. Frontal, participación en el margen dorsal de la órbita:** Lateralmente, la porción orbitaria del frontal está delimitada entre el postorbital y el prefrontal/lagrimal (dependiendo del desarrollo del lagrimal y si éste entra en contacto con el frontal o no). En los carcharodontosáuridos, el hueso palpebral cierra el margen orbitario cubriendo lateralmente al frontal (Coria y Currie, 2006). En otros casos, el lagrimal contacta el postorbital excluyendo al frontal de la formación del margen orbitario (e.g. abelisáuridos y tiranosáuridos adultos). La longitud anteroposterior del sector orbitario del frontal (Fig. 4.10, línea en rojo) depende de la distancia entre el borde anterior de la fosa supratemporal (posición del postorbital) y el contacto sutural con el prefrontal. Cuando esta distancia es mínima, el frontal prácticamente no participa del margen de la órbita o lo hace de forma restringida, habiendo solo milímetros del frontal expuesto entre el postorbital y el prefrontal/lagrimal (e.g. *Sinraptor* (IVPP 10600), *Piveteausaurus* (Taquet y Welles, 1977), celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, Theropoda indet. MCF-PVPH 320 (Paulina Carabajal y Coria, 2005) y tiranosáuridos) (Fig. 4.10A). Cuanto mayor es dicha distancia, mayor es la participación del frontal en el margen dorsal de la órbita (e.g. *Herrerasaurus* (PVSJ 407), *Zupaysaurus* (PULR

076), *Syntarsus* (Raath, 1977), *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), *Troodon* (TMP 79.08.01) y *Velociraptor* (Barsbold y Osmólska, 1999) (Fig. 4.10B). En general, en los terópodos pequeños la participación del frontal en el margen orbitario es amplia, mientras que es proporcionalmente menor en terópodos de gran tamaño. Aparentemente, la participación del frontal en el margen de la órbita varía además durante la ontogenia (en algunos tiranosáuridos juveniles la participación de los frontales en el margen dorsal de la órbita es amplia, Currie, com. pers.), lo cual estaría indicando un fenómeno de alometría negativa.

Codificación: Frontal, participación en la formación del margen dorsal de la órbita: extensa (0); restringida o ausente por la cercanía entre postorbital y prefrontal/lagrimal (1).

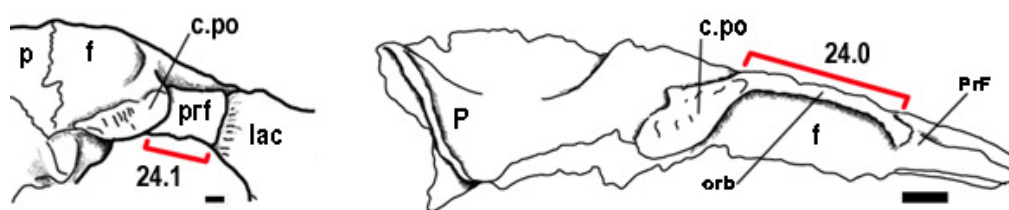


Fig. 4.10. Celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, detalle del frontal, prefrontal y lagrimal en vista lateral derecha (A); y *Troodon* (TPM 79.08.01), parietal y frontal en vista lateral derecha (B). Abrev. en pág. XX

**25. Longitud del frontal afectada por la fosa supratemporal:** El porcentaje de la longitud del frontal (sin incluir los procesos nasales en la medida), afectada por la fosa supratemporal, varía en los distintos taxones. La gráfica de la distribución de este carácter resulta en dos rangos bien definidos (gráfico 4.2). En algunos terópodos, la longitud del frontal por delante de la fosa supratemporal es igual o menor que la longitud del sector afectado por la fosa (e.g. tiranosáuridos y ejemplares MCF-PVPH 411 y MCF-PVPH 320 (Paulina Carabajal y Coria, 2005)) (Fig. 4.11B). En otros, la longitud del frontal por delante de la fosa supratemporal es mayor que la longitud del frontal afectada por la fosa (e.g. *Herrerasaurus* (PVSJ 407), *Sinraptor* (IVPP 10600), *Troodon* (TPM 79.08.01) y *Struthiomimus* (TMP 90.26.01)) (Fig. 4.11A).

Codificación: Longitud del frontal por delante de la fosa supratemporal: mayor (0); igual o menor (1) que la longitud afectada por la fosa.

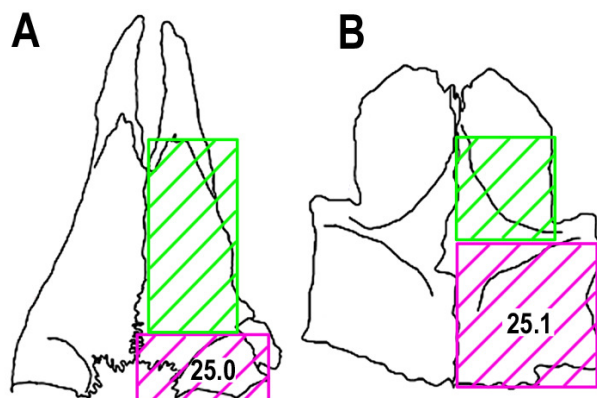


Fig. 4.11. Frontales en vista dorsal de *Sinraptor* (IVPP 10600) (A) y celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 (B). El área en rosa indica la longitud del frontal afectada por la fosa supratemporal. El área verde indica la longitud del frontal por delante de la fosa supratemporal (sin procesos nasales). No a escala.

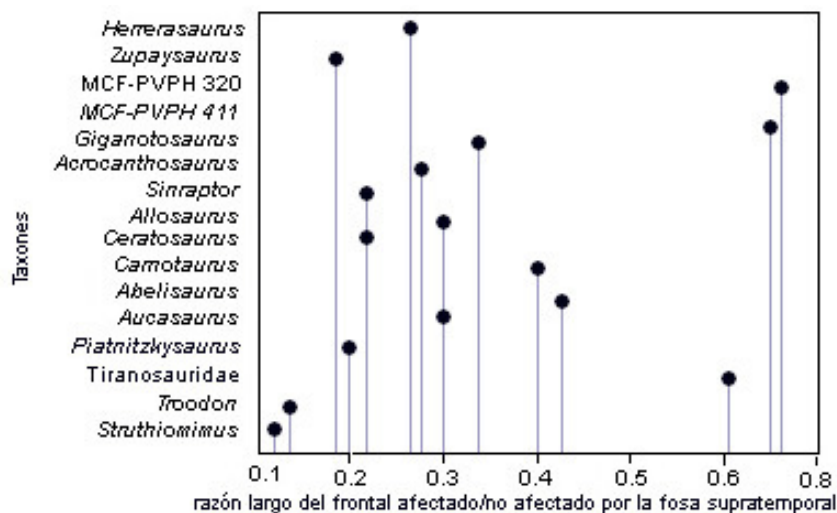


Gráfico 4.2. Gráfico que indica la distribución del carácter 25, longitud del frontal afectada por la fosa supratemporal en relación a la longitud por delante de la fosa, en los distintos terópodos estudiados.

**26. Longitud del frontal en el sector interorbitario afectada por la fosa supratemporal:** El sector anterior del frontal presenta mucha más variabilidad que el sector interorbitario (ver carácter 24), el cual está estrechamente ligado a las

dimensiones del encéfalo del animal. Este carácter es una razón que refleja la relación entre la longitud del frontal *por detrás del contacto con el prefrontal* y el desarrollo anteroposterior de la fosa supratemporal (o lo que es lo mismo la longitud de la fosa supratemporal en el frontal). Al graficar la distribución de esta relación en los distintos terópodos estudiados, se obtienen tres rangos bien definidos (gráfico 4.3). En algunos terópodos, el desarrollo anteroposterior de la fosa supratemporal abarca el 50% o más de la longitud del frontal por detrás del contacto con el prefrontal (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, *Sinraptor* (IVPP 10600) y tiranosáuridos como *Tyrannosaurus*, *Daspletosaurus*, *Gorgosaurus* y *Albertosaurus*) (Fig. 4.12A,C), siendo esta situación característica de terópodos de grandes dimensiones. Por otra parte, en muchos terópodos la fosa supratemporal tiene en el frontal un desarrollo anteroposterior que es inferior al 50% de la longitud del área interorbitaria (e.g. *Herrerasaurus*, *Zupaysaurus*, *Giganotosaurus*, abelisáuridos) (Fig. 4.12B), situación comúnmente observada en terópodos de menores dimensiones.

Codificación: Fosa supratemporal afecta: menos del 50% (0); 50% o más (1) de la longitud del frontal por detrás del contacto con el prefrontal.

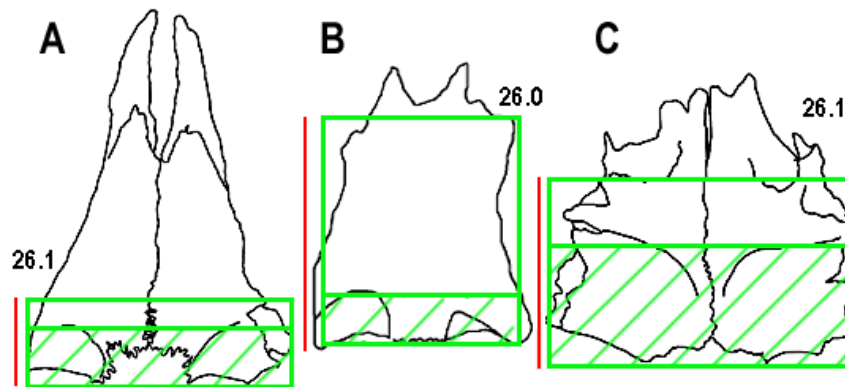


Fig. 4.12. Frontales en vista dorsal de *Sinraptor* (IVPP 10600) (A), *Herrerasaurus* (PVSJ 407) (B) y *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01) (C). El recuadro en verde indica el área del frontal por detrás del contacto con el prefrontal y su longitud se expresa con la línea en rojo. El área rallada en verde es la afectada por la fosa supratemporal. No a escala.



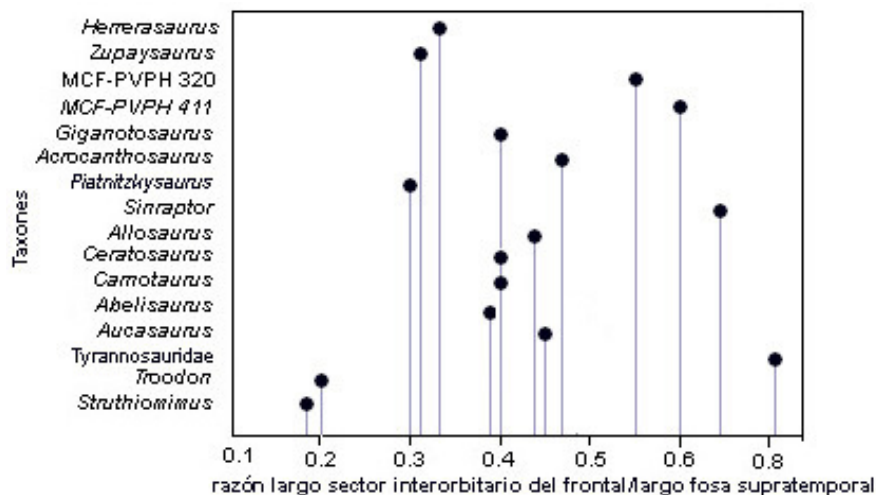


Gráfico 4.3. Gráfico que muestra la distribución del carácter 26, *largo del frontal- por detrás del contacto con el prefrontal- que es afectado por la fosa supratemporal*, en los terópodos estudiados.

27. **Frontal, proceso postorbital:** En algunos terópodos, el proceso postorbital del frontal se proyecta lateralmente de manera fuertemente divergente con respecto al margen orbital en vista dorsal (e.g. *Troodon*, *Zupaysaurus*, *Sinraptor*, *Allosaurus*, *Acrocanthosaurus* y *Dromaeosaurus* (Colbert y Russell, 1969; Currie 1995a)) (Fig. 4.8B). En contraste, no se observa un cambio sobre el borde lateral del frontal en vista dorsal (e.g. *Herrerasaurus*, ejemplar MCF-PVPH 411, abelisáuridos y tiranosáuridos) (Fig. 4.8A,C).

Codificación: Proceso postorbital del frontal desarrollado lateralmente, divergiendo fuertemente del borde orbital (0); poco desarrollado (1). (Currie, 1995; modificado de Norell *et al.*, 2003, carácter 45).

28. **Techo craneano, sector postorbital:** En la mayoría de los terópodos, la orientación del sector postorbital del techo craneano es horizontal, estando el parietal aproximadamente al mismo nivel que el frontal sobre la órbita. En determinadas formas (e.g. *Troodon*, *Avimimus*, barioníchidos, ornitomimosaurios y aves (Rauhut, 2003)), los parietales se inclinan posteroventralmente por detrás de la órbita quedando su superficie orientada posterodorsalmente. Holtz (1994, carácter 74) se refiere a este estado de carácter como: “región occipital orientada ventralmente”. En *Herrerasaurus* (PVSJ 407), una leve inclinación del parietal permite observar en vista posterior las

fosas supratemporales, situación no equivalente a la observada en maniraptores, donde la orientación posteroventral del parietal se relaciona con las modificaciones endocraneanas que acompañan el aumento de encefalización identificado para el grupo (Larsson *et al.*, 2000). Tampoco es el caso para *Baryonyx* (Charig y Milner, 1986) y formas afines (Sues *et al.*, 2002), donde se trata de neurocráneos y cráneos altamente especializados y modificados dentro de los Theropoda.

Codificación: Parte postorbital del techo craneano: levemente más baja que la región orbital, permitiendo la observación parcial de la fosa supratemporal en vista posterior (0); tan alta o más que la región orbitaria (1) globosa y orientada posteroventralmente en individuos adultos (2). (Modificada de Holtz, 1994, carácter 74; Rauhut, 2003, carácter 44).

**29. Prefrontal:** Si bien este elemento no forma parte del neurocráneo propiamente dicho, acompaña las modificaciones sufridas por el frontal por lo que amerita su consideración en el presente análisis. La ausencia del prefrontal (Gauthier, 1986) o su fusión al frontal o lagrimal (Harris, 1998) caracteriza a los maniraptoriformes. En los terópodos basales, como *Herrerasaurus*, el prefrontal es un elemento grande, pero está reducido en tiranosáuridos o abelisáuridos y sumamente reducido en otros como el celurosaurio indet. MCF-VPH 411. En los carcharodontosáuridos se dan las dos situaciones: en *Giganotosaurus* el prefrontal está fusionado al lagrimal y es de pequeñas proporciones, al igual que en *Carcharodontosaurus*, mientras que en *Mapusaurus*, el prefrontal es relativamente mayor (Coria y Currie, 2006; Currie y Carpenter, 2000). *Sinraptor* (IVPP 10600) presenta un prefrontal cuya longitud es aproximadamente el 50% del largo del frontal (sin incluir procesos nasales) por lo que en este estudio se considera no reducido, si bien en análisis filogenéticos previos fue codificado como reducido (e.g. Coria y Currie, 2006; Currie y Carpenter, 2000). El prefrontal está ausente en dromeosáuridos y posiblemente fusionado al frontal en oviraptorosaurios (Coria y Currie, 2006; Osmólska *et al.*, 2004).

Codificación: Prefrontal: grande (0); reducido o fusionado a otro elemento de forma indistinguible (1) (modificado de Allain, 2002, carácter 18).

30. **Neurocráneo, neumaticidad:** El neurocráneo de todos los terópodos presenta algún grado de neumaticidad, que depende casi exclusivamente del desarrollo de recesos neumáticos en el basicráneo. La presencia simultánea de todas las cavidades neumáticas identificadas por Witmer (1997) (e.g. recesos timpánicos lateral y caudal, recesso basiesfenoidal, recesso basipterigoideo y recesso subselar), no se da en ningún terópodo (neurocráneo hipotético en la figura 4.13.), existiendo una amplia gama de combinaciones entre la presencia/ausencia y grado de desarrollo de las mismas en el grupo (gráfico 4.4). Como los recesos basiesfenoidal y timpánico lateral afectan en gran escala las paredes ventral y laterales del basiesfenoides respectivamente, su presencia es determinante para definir la neumaticidad del basicráneo. Sin embargo, en ausencia de aberturas externas, no es posible determinar la presencia de cavidades neumáticas internas sin utilizar tomografías. Este es el caso para los toodóntidos, donde si bien el basiesfenoides es altamente neumático (Currie y Zhao, 1993a), no se desarrolla un recesso basiesfenoidal abierto al exterior, ya que en esta familia se cierra secundariamente (Makovicky y Norell, 2004). En *Herrerasaurus*, el recesso basiesfenoidal está reducido a un foramen y el recesso subselar es poco desarrollado, mientras que en la mayoría de los terópodos hay entre dos y tres recesos neumáticos bien desarrollados únicamente en el basicráneo (e.g. *Piatnitzkysaurus*, *Sinraptor*, *Giganotosaurus*, celurosaurio indet. MCF-PVPH 411), o incluso más (e.g. abelisáuridos, *Allosaurus*). La presencia de dos o más recesos en el basicráneo, y otros recesos (e.g. recesso timpánico caudal) o elementos óseos o estructuras huecos (e.g. supraoccipital, proceso paraoccipital respectivamente) indican un grado de neumaticidad alto para el neurocráneo, que es característico de tiranosáuridos y maniraptoriformes (Currie, 1997a; Holtz, 2004; Osmólska *et al.*, 2004). En algunos análisis filogenéticos previos el neurocráneo de *Herrerasaurus* (e.g. Allain, 2002) y de los abelisáuridos (e.g. Currie y Carpenter, 2000; Coria y Currie, 2006) fue tratado como aneumático. El estado “aneumático” no se tuvo en cuenta en el presente estudio, ya que dichos taxones presentan neumaticidad en el basicráneo, particularmente los abelisáuridos (con recesos neumáticos timpánico lateral, subselar y basiesfenoidal bien desarrollados). Si bien estos terópodos no presentan neumaticidad por fuera del basicráneo, el neurocráneo en su conjunto no puede ser tratado como aneumático.

Codificación: Neumaticidad del neurocráneo: mínima (ausencia de recesos basiesfenoidal y timpánico lateral) (0); intermedia (al menos dos recesos neumáticos en el basicráneo) (1); extensa (la neumaticidad excede el basicráneo) (2) (modificado de Currie *et al.*, 2003, carácter 3).

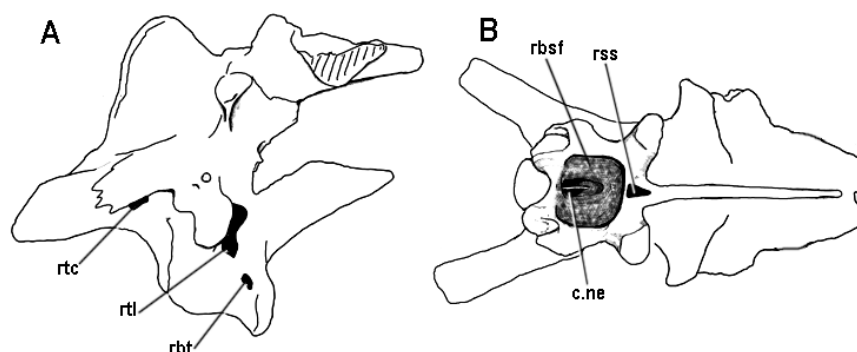


Fig. 4.13 Neurocráneo hipotético en vista lateral (A) y ventral (B), mostrando los recesos neumáticos. No a escala. Abreviaturas en pág. X

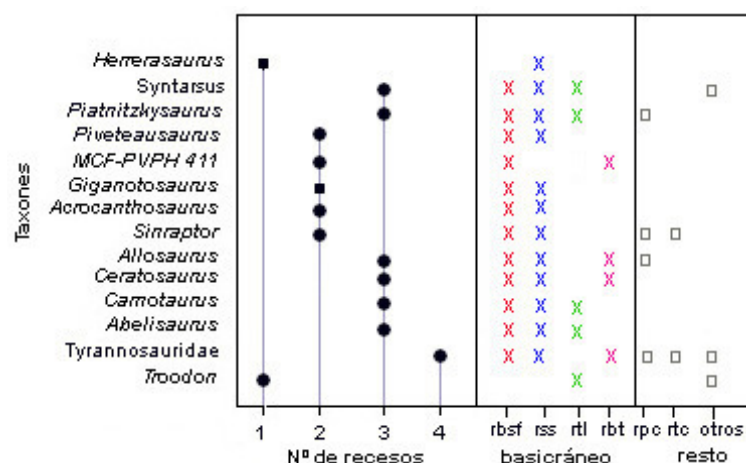


Gráfico 4.4. Gráfico que muestra la distribución del carácter 30, presencia y desarrollo de los recesos neumáticos, en los terópodos estudiados. ●: bien desarrollado, ■: poco desarrollado. Abrev. pág. XXX.

31. **Basicráneo, polígono definido entre los tubérculos basales y procesos basipterigoideos en vista ventral:** El polígono que se forma al unir con cuatro líneas imaginarias los extremos distales de los procesos basipterigoideos y los tubérculos basales entre sí, permite la comparación de basicráneos en los que no se desarrolla un receso basiesfenoidal (la forma del receso basiesfenoidal es un carácter utilizado en

análisis filogenéticos previos (Currie *et al.*, 2003)) (Fig. 4.14). Asimismo, permite la comparación de elementos similares en basicráneos donde la pared lateral del receso basiesfenoidal (*crista ventrolateralis*) se proyecta hacia fuera ampliando virtualmente la abertura del receso (e.g. celurosauro indet. MCF-PVPH 411 (Fig. 3.39), *Allosaurus* (UUVF 5961) (Fig. 2.10C)). El polígono resultante, puede ser más largo que ancho (e.g. *Herrerasaurus*, *Syntarsus*, *Piatnitzkysaurus*, *Giganotosaurus*, *Sinraptor*, *Albertosaurus*, *Troodon*) (Fig. 4.14A), o puede estar más desarrollado transversalmente que axialmente (e.g. celurosauro indet. MCF-PVPH 411, *Abelisaurus*, *Carnotaurus*, *Acrocanthosaurus*, *Tyrannosaurus*) (Fig. 4.14B). Si bien este carácter representa el espacio tridimensional ocupado por el basiesfenoides en el cráneo, debe ser testado en análisis posteriores en una muestra mayor de ejemplares, ya que sus estados podrían no ser del todo independientes (en este caso, del desarrollo de los tubérculos basales y los procesos basipterigoideos).

**Codificación:** Polígono definido entre los tubérculos basales y los procesos basipterigoideos más largo que ancho (0); más ancho que largo (1) (modificado de Currie *et al.*, 2003, carácter 8; Rauhut, 2003, carácter 56).

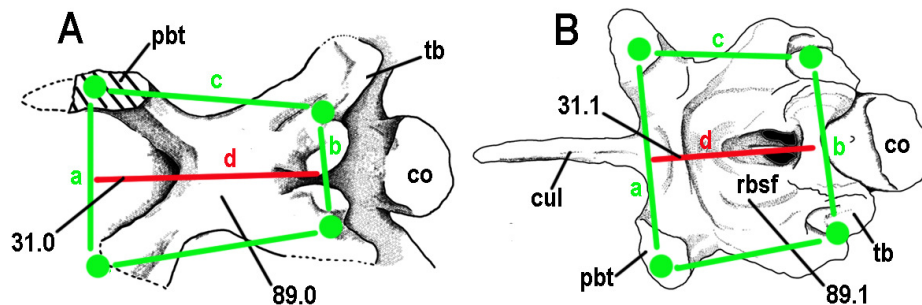


Fig. 4.14. *Herrerasaurus* (PVSJ 407) (A), y celurosauro indet. MCF-PVPH 411 (B). Basicráneos en vista ventral. No a escala. (Por especificaciones de las medidas ver Capítulo 2.2).

**32. Basioccipital, desarrollo dorsoventral.** La profundidad del basioccipital es la distancia vertical desde el piso de la cavidad endocraneana hasta el extremo distal de los tubérculos basales, medida en relación a la altura del foramen magno. Se escogió este último para determinar la relación debido a que su diámetro responde de forma más directa al tamaño de la cavidad endocraneana (ver Capítulo 5). La gráfica de la

distribución de esta razón en los terópodos estudiados resultó en tres rangos diferenciados (gráfico 4.5). En el prosaurópodo *Adeopapposaurus* (PVSJ 610), el desarrollo dorsoventral del basioccipital es aproximadamente la altura del foramen magno, situación retenida en *Herrerasaurus* (PVSJ 407). En el resto de los terópodos estudiados, el basioccipital desarrolla una profundidad de aproximadamente dos veces (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411; *Sytarsus* (Raath, 1977)), a tres veces o más (e.g. *Piatnitzkysaurus*, neoceratosaurios, tiranosáuridos) la altura del foramen magno.

Codificación: Desarrollo dorsoventral del basioccipital igual (0); dos veces (1); tres o más veces (2) la altura del foramen magno.

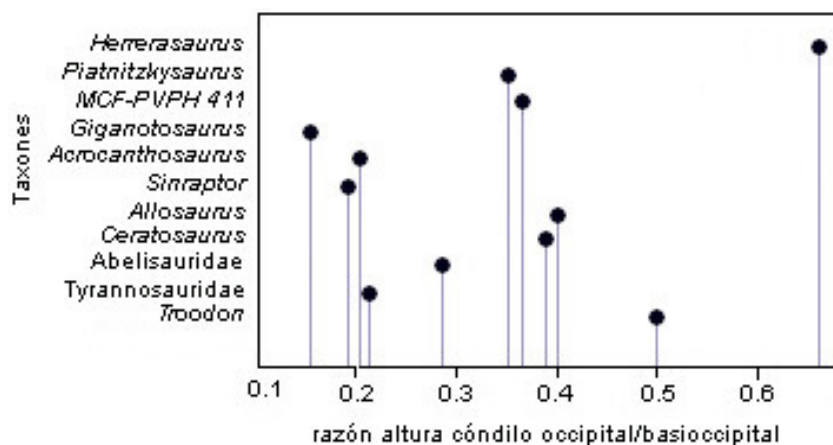


Gráfico 4.5. Gráfico que muestra la distribución del carácter 32, desarrollo dorsoventral del basioccipital en relación a la altura del cóndilo occipital, en algunos de los terópodos estudiados.

**33. Carótida interna, neumaticidad de la abertura externa:** El foramen por el cual cada carótida interna ingresa al basicráneo, atravesando la cara posterolateral del basiesfenoides, puede ser simplemente un foramen aislado que se observa claramente en vista lateral, como en *Dromaeosaurus* (Currie, 1995a; Fig. 6, pp. 582); o estar en relación con cavidades neumáticas, abriendo en un receso timpánico lateral reducido (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, *Sinraptor* (IVPP 10600) y tiranosáuridos) (Fig. 4.15A), o abriendo en un receso timpánico lateral ampliamente desarrollado (e.g. *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), abelisáuridos (e.g. *Abelisaurus* (MPCA 11.098), *Carnotaurus* (MACN-CH 894)) y *Troodon* (TMP 82.19.23)) (Fig. 4.15B).

Codificación: Foramen de la carótida interna abre en la superficie lateroventral del basiesfenoides (0); en un receso timpánico lateral reducido (1); en un receso timpánico lateral bien desarrollado de contornos netos (2) (modificado de Currie y Carpenter, 2000, carácter 29).

34. **Carótida interna, abertura interna:** Las carótidas internas ingresan posteroventralmente a la fosa pituitaria a través de forámenes separados (e.g. *Abelisaurus* (MCPA 11.098), *Dromaeosaurus* (Currie y Zhao, 1993a) y *Gallimimus bullatus* (Osmolska *et al.*, 1972)), o a través de un único foramen cuando estas se unen antes de penetrar la fosa pituitaria (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01), *Tyrannosaurus* (LACM 150167), *Itemirus medullaris* (Kursanov, 1976), *Troodon* sp. (TMP 86.36.457) (Fig. 2.18C, contra Currie y Zhao (1993a)) y *Byronosaurus* (Makovicky *et al.*, 2003)).

Codificación: Dos forámenes para las carótidas internas en la pared posteroventral de la fosa pituitaria (0); un único foramen (1) (modificado de Makovicky y Sues, 1998, carácter 18).

35. **Cóndilo occipital, forma:** Con fines comparativos, la forma del contorno del cóndilo en vista posterior es más adecuada que la forma de la estructura tridimensional, que en la mayoría de los terópodos es básicamente una estructura en forma de perilla. La forma del cóndilo varía dentro del rango que determina el desarrollo de los distintos ejes, pudiendo ser subcircular (en cóndilos subesféricos), o hemicircular o arriñonado (en cóndilos hemiesféricos) (e.g. *Herrerasaurus*). La forma casi circular del cóndilo (e.g. abelisáuridos), es característica de terópodos que presentan el cráneo asociado a un cuello extendido (Currie y Carpenter, 2000) (Fig. 4.21C). El caso de *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) es particular, ya que si bien en vista posterior el contorno del cóndilo es subcircular debido a sus grandes proporciones, la estructura difiere del resto de los terópodos, siendo deprimida dorsoventralmente, en forma de “lenteja” (Coria y Currie, 2002a, carácter 15). Esta morfología del cóndilo habría favorecido los movimientos laterales de la cabeza a la vez que limitado los movimientos dorsoventrales.

Codificación: Contorno del cóndilo occipital en vista posterior hemicircular o arriñonado (0); subcircular (1); cóndilo dorsoventralmente deprimido (2).

36. **Cuello del cóndilo occipital, surco:** En el cuello del cóndilo occipital de algunos terópodos (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), *Dilophosaurus* (Welles, 1984) y *Sinraptor* (IVPP 10600)), se observa un surco excavado en el basioccipital, delimitado entre los exoccipitales (Fig. 4.21A). En algunos casos el surco se extiende sobre el cóndilo. La presencia de este surco no fue registrada en los terópodos con menores tamaños corporales (eg. *Troodon*, *Herrerasaurus*), ni con los mayores (eg. *Tyrannosaurus*, *Giganotosaurus*).

Codificación: Surco dorsal longitudinal sobre el cuello del cóndilo occipital: presente (0); ausente (1).

37. **Ángulo entre el cóndilo occipital y el tubérculo basal.** El ángulo formado entre estas estructuras es aproximadamente recto en la mayoría de los terópodos, mientras que es agudo en sinraptóridos y carcharodontosáuridos (Coria y Currie, 2002a).

Codificación: Ángulo entre el cóndilo occipital y el tubérculo basal: aproximadamente recto (0); agudo (1) (Coria y Currie, 2002a; carácter 7).

38. **Tubérculo basal y proceso basipterigoideo, orientación.** Los tubérculos basales y los procesos basipterigoideos se proyectan ventralmente, generalmente en forma vertical, si bien en algunos casos (e.g. carcharodontosáuridos (SGM-Din 1, MUCPV-CH 1) y sinraptóridos (IVPP 10600)) se proyectan posteroventralmente, pudiendo los tubérculos basales sobrepasar o no al cóndilo occipital. Esta proyección posteroventral afecta todo el sector posteroventral del basicráneo (basioccipital y basiesfenoides).

Codificación: Región posteroventral del neurocráneo proyectada: ventralmente (0); posteroventralmente (1).

39. **Proceso basipterigoideo en relación al tubérculo basal:** El extremo distal del proceso basipterigoideo varía con respecto al nivel del extremo distal del tubérculo



basal en los distintos terópodos. En algunos casos, ambos se encuentran al mismo nivel (e.g. *Piatnitzkysaurus*), o el proceso basipterigoideo es levemente inferior (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411) (Fig. 4.15A). En general, como el proceso cultriforme se mantiene aproximadamente al mismo nivel que los tubérculos basales, cuando los procesos basipterigoideos se proyectan más ventralmente que éstos, la distancia vertical aumenta entre el extremo del proceso basipterigoideo y la base del proceso cultriforme (e.g. abelisáuridos, tiranosáuridos) (Fig. 4.15B).

Codificación: Extremos distales de los procesos basipterigoideos: más ventrales que los tubérculos basales (0), aproximadamente al mismo nivel (1).

40. **Procesos basipterigoideos, separación:** En algunos terópodos, la distancia entre los procesos basipterigoideos es mayor que la distancia entre los tubérculos basales (e.g. *Herrerasaurus* (PVSL 407), celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, *Abelisaurus* (MPCA 11.098), *Albertosaurus* y *Daspletosaurus*) (Fig. 4.14A,B). En otros terópodos, la distancia entre los procesos basipterigoideos puede ser menor (e.g. *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073)), o igual (e.g. *Gorgosaurus* (TMP 94.12.602) y *Tyrannosaurus* (LACM 150167)) que la distancia entre los tubérculos basales.

Codificación: Distancia entre los procesos basipterigoideos mayor (0); menor o igual (1) que entre los tubérculos basales.

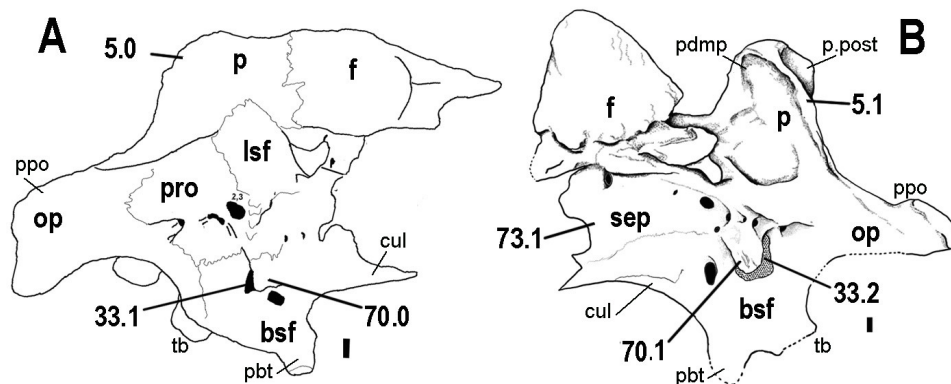


Fig. 4.15. Celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 (A) y *Carnotaurus sastrei* (MACN-CH 894) (B). Neurocráneos en vistas lateral derecha e izquierda respectivamente. Escala: 1 cm.

41. **Proceso basipterigoideo, definición desde el basiesfenoides:** Un proceso basipterigoideo bien desarrollado y definido se proyecta claramente desde la base del basicráneo (e.g. prosaurópodos *Adeopapposaurus* (PVSJ 568, Martínez en prensa) y *Plateosaurus* (Galton, 1984, 1985a)), condición compartida por numerosos grupos de terópodos. Contrariamente, un proceso poco desarrollado, es relativamente corto, el ancho de la superficie articular es mayor que su longitud y se define poco claramente del borde ventral del basiesfenoides en vista lateral del basicráneo (e.g. *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073)) (Fig. 4.16C). Los procesos basipterigoideos bien definidos, pueden ser **cortos** cuando su desarrollo anteroposterior es igual a su desarrollo longitudinal (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, *Allosaurus* (UUV 5961), *Troodon* (TMP 82.19.23), tiranosáuridos (TMP 94.12.602, BHI 3033)) (Fig. 4.16A,B), o pueden ser **largos** cuando su longitud supera el desarrollo anteroposterior del proceso (e.g. *Acrocanthosaurus* (Stovall y Langston, 1950), *Ceratosaurus* (calco de MWC 1), *Sinraptor* (IVPP 10600), *Albertosaurus* (TMP 81.10.01), *Gorgosaurus* (ICM 2001.89.1) y *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01)) (Fig. 4.20A). La longitud del proceso determina en cierta manera el nivel de base del paladar en cada taxón, siendo los procesos basipterigoideos largos los más primitivos (Harris, 1998). Sin embargo, como ambos estados de carácter se observan en la familia Tyrannosauridae (procesos basipterigoideos cortos en *Tyrannosaurus* (BHI 3033) y *Gorgosaurus* (TMP 94.12.602) y procesos basipterigoideos largos en *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01) y *Albertosaurus* (TMP 81.10.01)), la longitud de los procesos podría estar solamente evidenciando una función adaptativa. Más aun, en *Gorgosaurus* sp. La presencia de procesos basipterigoideos largos (ICM 2001.89.1, juvenil?) y de procesos cortos (TMP 94.12.602, adulto), probablemente responda a una variación ontogenética del taxón, y por esta razón no se presentarán como estados de carácter separados.

Codificación: Proceso basipterigoideo bien definido ventralmente del basiesfenoides (0); abreviado o ausente (1). (modificado de Harris, 1998, carácter 28; Norell *et al.*, 2001, carácter 21).

42. **Proceso basipterigoideo, neumaticidad:** Si bien en algunos terópodos, se desarrolla un receso basipterigoideo sobre la cara lateral del proceso basipterigoideo (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, *Allosaurus* (UUV5961)) (Fig. 2.10A), su

presencia no implica que la totalidad del cuerpo del proceso sea hueco o neumático. En algunos tiranosáuridos el receso está presente, y aparentemente el cuerpo del proceso es, si no hueco, altamente neumático (e.g. *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01)), mientras que por ejemplo en *Troodon* (TMP 79.08.01) no se desarrolla un receso basipterigoideo pero el proceso basipterigoideo es completamente hueco (Fig. 2.17D). La presencia de neumaticidad en los ejemplares donde los procesos basipterigoideos no presentan fracturas, fue determinada utilizando tomografías computadas realizadas con anterioridad y para este estudio (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, *Acrocanthosaurus* (Franzosa y Rowe, 2005), *Ceratosaurus* (Sanders y Smith, 2005), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007))

Codificación: Proceso basipterigoideo macizo (0); neumático (1). (Norell *et al.*, 2001, carácter 22).

43. **Proceso basipterigoideo, forma:** En la mayoría de los terópodos, los procesos basipterigoideos son proyecciones columnares, en forma de dedo, por lo que la cara lateral del proceso es convexa (e.g. ejemplar MCF-PVPH 411, muchos tetanuros basales y tiranosáuridos) (Fig. 4.16B), si bien en algunos casos, la pared lateral del proceso puede ser plana (e.g. abelisáuridos como *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y *Carnotaurus* (MACN-CH 894). En estos terópodos, el contacto entre basiesfenoides y pterigoides es sobre una superficie más o menos convexa, y permitiría más movilidad entre los elementos. En otros terópodos, los procesos basipterigoideos están más desarrollados anteroposteriormente que longitudinalmente y son comprimidos lateralmente, mostrando una cara lateral plana (e.g. *Herrerasaurus* (PVSJ 407), *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), *Troodon* sp. (TMP 79.08.01)) (Fig. 4.16A,C). La diferencia entre *Herrerasaurus* y *Troodon* sp. radica en que el proceso basipterigoideo del primero es sólido, mientras que el del segundo es hueco (Fig. 2.17D). Procesos basipterigoideos lateralmente comprimidos favorecerían movimientos anteroposteriores, pero no laterales, entre el basiesfenoides y el pterigoides.

Codificación: Proceso basipterigoideo comprimido lateralmente, sólido, cara lateral plana (0); cilíndrico, en forma de dedo (1), comprimido lateralmente y altamente neumático (2).

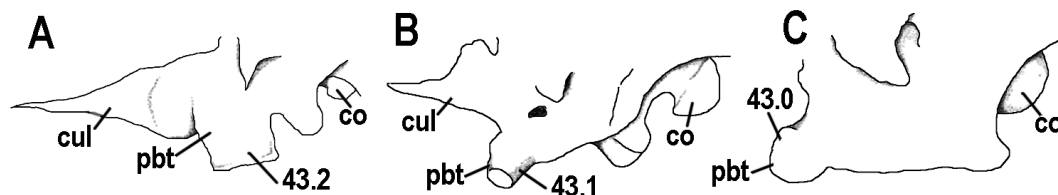


Fig. 4.16. Basicráneo en vista lateral izquierda de *Troodon* (TMP 82.19.23) (A), celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 (B) y *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073) (C). No a escala.

**44. Proceso cultriforme, orientación:** En algunos terópodos, el proceso cultriforme se proyecta anteriormente y de forma horizontal desde la base del basiesfenoides (e.g. *Herrerasaurus*, *Syntarsus*, *Troodon*) (Fig. 4.16A), mientras que en otros, se proyecta anterodorsalmente, formando un ángulo abierto con el proceso basiapterigoideo (e.g. tiranosáuridos, *Allosaurus*) (Fig. 13A). En estos últimos, si bien la base del proceso está proyectada anterodorsalmente, el borde dorsal del extremo distal del proceso es horizontal y paralelo al techo craneano. Rauhut (2003) remarcó que en terópodos pequeños el cultriforme es un proceso en forma de vara, recto y que apunta hacia delante, mientras que en los terópodos grandes es más bien un elemento en forma de placa dirigido anterodorsalmente. Esto, sin embargo, no es una regla y hay terópodos de grandes dimensiones con procesos cultriformes pequeños y proyectados horizontalmente (e.g. ejemplar MCF-PVPH 411) (Fig. 4.16B), o procesos cultriformes grandes proyectados horizontalmente (e.g. *Sinraptor*).

Codificación: Proceso cultriforme proyectado anteriormente de manera horizontal (0); proyectado anterodorsalmente con el extremo distal dispuesto de forma horizontal (1) (modificado de Rauhut, 2003)

**45. Proceso cultriforme, surco:** En corte transversal el proceso cultriforme generalmente tiene forma de “V” o de “U” debido a la presencia de un surco longitudinal que recorre el proceso dorsalmente, allí donde apoyaba el septo interorbitario (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, en el cual el borde ventral del proceso cultriforme es una superficie cóncava y lisa). En otros terópodos un surco conspicuo recorre ventralmente al proceso cultriforme a lo largo de toda su longitud, probablemente en relación y en continuidad con la presencia de un receso subselar bien desarrollado (e.g. *Sinraptor* (IVPP 10600)).

Codificación: Proceso cultriforme con un surco longitudinal dorsal (0); con un surco longitudinal ventral (1).

**46. Proceso cultriforme, neumaticidad de la base:** La base del proceso cultriforme puede ser neumática o sólida. La neumaticidad en este sector genera que la estructura se vea bulbosa o globosa proximalmente, caracterizando a terópodos como *Troodon* (TMP 82.19.23) y oviraptóridos (Osmólska *et al.*, 2004)). En el resto de los terópodos no avianos, la base del proceso cultriforme es sólida y más bien laminar, como el resto de la estructura (e.g. abelisáuridos (MPCA 11.098; MACN-CH 894), celurosaurio indet. MCF-PVPH 411), si bien en aves actuales (e.g. paleognata *Rhea americana*) el proceso cultriforme es una varilla totalmente neumática (obs. pers.).

Codificación: Base del proceso cultriforme bulbosa y neumática: no (0); si (1). (Modificado de Norell y Makovicky, 2002, carácter 19).

**47. Proceso cultriforme, longitud en relación al desarrollo anteroposterior del cuerpo del basiesfenoides:** La longitud del proceso cultriforme fue medida en términos relativos en relación a la distancia anteroposterior entre el tubérculo basal y el proceso basipterigoideo (que representa el desarrollo anteroposterior del basiesfenoides). La gráfica de la distribución de esta razón resultó en dos rangos bien definidos (gráfico 4.6). El proceso cultriforme es levemente más corto que la distancia de referencia en el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 (Fig. 4.14B), mientras que es igual de largo en el tiranosáurido *Daspletosaurus* (Currie, 2003, fig. 26C). La longitud del proceso cultriforme es mayor que la distancia de referencia en *Carnotaurus* (MACN-CH 1), *Sinraptor* (IVPP 10600), *Troodon* (TMP 82.19.23) y en *Allosaurus* (UVP 5961) (Fig. 4.16A). En aves actuales paleognatas (e.g. *Rhea americana*) el proceso cultriforme no solo es más largo que el basiesfenoides, sino que su extremo anterior sobrepasa el nivel del contacto frontal-nasal (obs. pers.) (Fig. 2.19C).

Codificación: Longitud del proceso cultriforme mayor a la distancia entre tubérculo basal y proceso basipterigoideo (0); igual o menor (1).

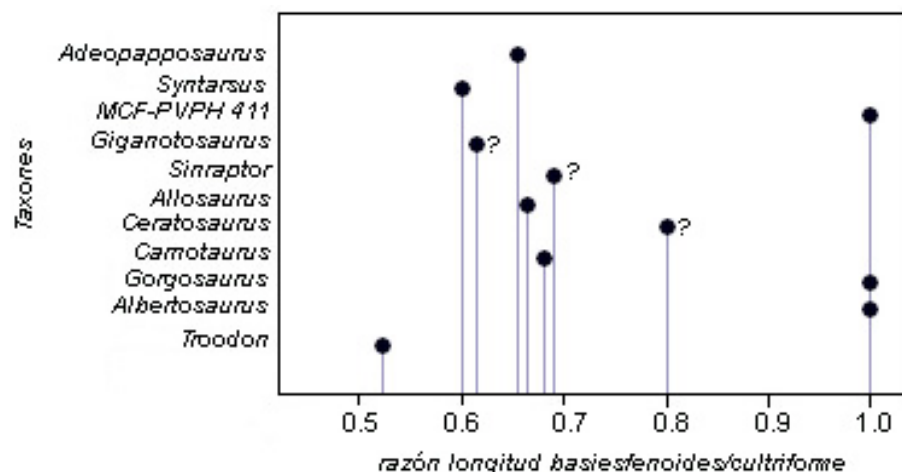


Gráfico 4.6. Gráfico que muestra la distribución del carácter 47, largo del proceso cultriforme en relación al desarrollo anteroposterior del basiesfenoides, en los taxones estudiados. ?: incompleto.

#### 48. Proceso cultriforme, en relación al borde ventral del proceso paraoccipital:

En vista lateral del neurocráneo, el proceso cultriforme puede estar alineado con el borde ventral del proceso paraoccipital (e.g. *Ceratosaurus* (calco de MWC1) y tiranosáuridos (TMP 94.12.602)) (Fig. 4.20A), o estar por debajo de dicho borde (e.g. *Syntarsus* (Raath, 1977), *Poekilopleuorn?* (Allain, 2002), *Piveteausaurus* (Taquet y Welles, 1977), celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, *Sinraptor*) (Fig. 4.15A).

Codificación: Proceso cultriforme desarrollado por debajo del borde ventral del proceso paraoccipital (0); relativamente cerca del borde ventral o al mismo nivel que el proceso paraoccipital (1).

49. **Tubérculo basal, composición:** Los tubérculos basales están conformados en la mayoría de los terópodos tanto por el basioccipital como por el basiesfenoides (Currie, 1997a), si bien varía el porcentaje formado por uno u otro elemento óseo. El extremo distal de la *crista tuberalis* (opistótico), suele acompañar lateralmente al tubérculo basal, pero no forma parte de la estructura. En *Herrerasaurus* (PVSJ 407), el basiesfenoides participa en la formación del tubérculo anterior y lateralmente, a la vez que se proyecta posteriormente por detrás del basioccipital (Fig. 3.13). En el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 el basiesfenoides participa anteriormente y medialmente (Fig. 3.38). En *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073) el basiesfenoides forma la

mitad anterior del tubérculo, como también ocurre en tiranosáuridos y abelisáuridos. El tubérculo basal en *Acrocanthosaurus* y *Allosaurus* está formado aparentemente solo por el basiesfenoides (Rauhut, 2003; Allain, 2002), si bien a partir del estudio de fotografías de alta calidad, y en el caso particular de *Allosaurus* (UUVP 5961) el basioccipital no parece estar excluido de la formación de los tubérculos (obs. pers).

Codificación: Tubérculo basal formado por: basioccipital posteriormente y basiesfenoides anteriormente (0); basiesfenoides participa además medialmente y/o lateralmente (1); básicamente el basioccipital (2) (modificado de Rauhut, 2003, carácter 55; Sereno y Brusatte, 2008, carácter 29).

**50. Distancia transversal entre los tubérculos basales:** La distancia transversal entre los extremos distales de ambos tubérculos basales se cuantifica en relación al ancho del cóndilo occipital. Ya sean tubérculos paralelos, divergentes (en cuyo caso generalmente la distancia es mayor) o fusionados formando una placa única, no se tiene en cuenta en la medición el extremo distal de la *crista tuberalis*, que puede estar en contacto con el tubérculo lateralmente, pero sin formar parte de la estructura.

Codificación: Distancia entre tubérculos basales: mayor que el ancho del cóndilo (0); igual o menor (1) (modificado de Currie *et al.*, 2003, carácter 4; Sereno y Novas, 1993, carácter 9).

**51. Tubérculo basal, relación del par:** El par de tubérculos basales se proyecta ventralmente desde el cóndilo occipital en forma sub-paralela (e.g. *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073)) (Fig. 4.21B), o marcadamente divergente desde el cóndilo (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411) (Fig. 4.21A). Si los tubérculos están fusionados, y la placa resultante de la fusión es cuadrangular y los bordes laterales son paralelos (e.g. abelisáuridos), se considera que los tubérculos son paralelos, ya que tubérculos divergentes fusionados generarían una placa mas ancha distalmente que proximalmente, cerca del cóndilo (Fig. 4.21C).

Codificación: Tubérculos basales: paralelos (0); divergentes desde el cóndilo (1).

**52. Tubérculos basales, grado de fusión:** Los tubérculos basales nunca están del todo separados entre sí, estando unidos por la lámina basituberal (*basituberal web*), pudiendo estar los extremos distales libres (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411) (Fig. 4.21A), o no (e.g. *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073)) (Fig. 4.21B). Cuando los tubérculos basales están fusionados de manera que no es posible individualizarlos, éstos conforman una placa ósea única, generalmente de forma cuadrangular en vista posterior (e.g. abelisáuridos, *Troodon*) (Fig. 4.21C).

Codificación: Tubérculos basales: fusionados formando una placa cuadrangular en vista posterior (0); fusionados, pero aún individualizables (1); no fusionados (2).

**53. Receso columelar, ubicación con respecto al tubérculo basal y el proceso basipterigoideo:** La línea imaginaria vertical, dibujada sobre el receso columelar en vista lateral del neurocráneo, se relaciona de diversa manera con el tubérculo basal y el proceso basipterigoideo. En algunos terópodos la línea pasa por detrás del tubérculo basal (e.g. tiranosáuridos, *Irritator* (Sues *et al.*, 2002)), mientras que en otros está alineada con el tubérculo (e.g. *Piatnitzkysaurus*, celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, *Allosaurus*, *Dilophosaurus* (Welles, 1984)) (Fig. 4.15A), o bien pasa entre el tubérculo basal y el proceso basipterigoideo, mas o menos equidistante de cada uno (e.g. *Herrerasaurus*, *Syntarsus* (Raath, 1977), *Piveteausaurus*, *Poekilopleuron? valesdunensis* (Allain, 2002), *Ceratosaurus*, abelisáuridos, *Velociraptor* (Norell *et al.*, 2004), o *Troodon*) (Fig. 4.15B). En menor de los casos, la línea imaginaria se alinea con el proceso basipterigoideo o pasa por delante de este (e.g. carcharodontosáuridos, *Sinraptor*, *Acrocanthosaurus*) (Fig. 2.11A). La variación en la alineación del receso columelar con estos procesos, depende tanto del desarrollo anteroposterior del neurocráneo, como de la orientación de los procesos.

Codificación: En vista lateral del neurocráneo, línea imaginaria vertical sobre el receso columelar pasa: entre el tubérculo basal y el proceso basipterigoideo (0), alineada con el tubérculo basal (1), por detrás del tubérculo basal (2), alineada con el proceso basipterigoideo o por delante de éste (3).



54. **Procesos paraoccipitales, neumaticidad:** La presencia de cavidades neumáticas en el proceso paraoccipital (base y sector medio) no siempre se expresa externamente mediante un receso timpánico caudal desarrollado sobre la cara anterior del proceso (e.g. tiranosáuridos, *Sinraptor dongi*). Algunos terópodos, no presentan receso timpánico caudal, pero sin embargo los procesos paraoccipitales son extensamente neumáticos, pudiéndose determinar esto por medio de fracturas en el material o tomografías computadas (e.g. *Syntarsus* (Tykoski, 1998), *Velociraptor* (Norell *et al.*, 2004), o *Troodon* (Currie, 1985; Currie y Zhao, 1993a).

Codificación: Proceso paraoccipital sólido (0); con importantes cavidades neumáticas internas (1).

55. **Procesos paraoccipitales, orientación:** En la mayoría de los terópodos no avianos, los procesos paraoccipitales se proyectan posterolateralmente, con la excepción de algunos maniraptores (e.g. oviraptóridos), donde los procesos son cortos y se proyectan lateralmente (Barsbold, 1986; Osmólska, 1976; Osmólska *et al.*, 2004), condición derivada dentro de los Theropoda. En el resto de los terópodos, los procesos paraoccipitales se proyectan posterolateralmente, casi nada ventralmente (e.g. *Herrerasaurus* (PVSJ 407), *Syntarsus* (Raath, 1977), *Poekilopleuron? valesdunensis* (Allain, 2002)), o bien proyectados ventralmente (e.g. *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), *Sinraptor* (IVPP 10600), el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, abelisáuridos y algunos tiranosáuridos). En *Allosaurus* (UUV 5961), *Acrocanthosaurus* (Stovall y Langston, 1950) y *Tyrannosaurus* (e.g. LACM 150167), el extremo distal de los procesos paraoccipitales se extiende por debajo del nivel del cóndilo occipital (Fig. 4.17A).

Codificación: Procesos paraoccipitales proyectados: posterolateralmente y casi nada ventralmente (0); posterolateralmente y fuertemente ventralmente (1); posterolateralmente y ventralmente, con el extremo distal extendiéndose por debajo del borde ventral del cóndilo occipital (2) (modificado de Allain, 2002; Currie y Carpenter, 2000, carácter 26).

56. **Proceso paraoccipital, desarrollo lateral:** El proceso paraoccipital es una estructura elongada en la mayoría de los terópodos (e.g. abelisáuridos, tiranosáuridos). Sin embargo, también puede ser una estructura abreviada (menos de tres veces el ancho del foramen magno) como en troodontidos (Currie y Zhao, 1993a; Norell *et al.*, 2000) y probablemente en carcharodontosáuridos.

Codificación: Proceso paraoccipital: elongado, delgado y delicado (0); abreviado y robusto (1). (Modificado de Norell *et al.*, 2000, carácter 18).

57. **Proceso paraoccipital, profundidad:** La profundidad (desarrollo dorsoventral) del proceso paraoccipital se determina cuantitativamente en relación a la altura del foramen magno. La gráfica de la distribución de la razón en los terópodos estudiados resultó en dos rangos bien definidos (o tres con menos definición), (gráfico 4.7). Un proceso paraoccipital profundo ofrece una superficie mayor para la inserción de los músculos que permiten los movimientos laterales de la cabeza (Snively, 2006), y es característico de terópodos de grandes proporciones (e.g. tiranosáuridos, *Acrocanthosaurus*, *Sinraptor*) (Fig. 4.17A).

Codificación: Profundidad del proceso paraoccipital: dos veces o menos (0); más de dos veces la altura del foramen magno (1).

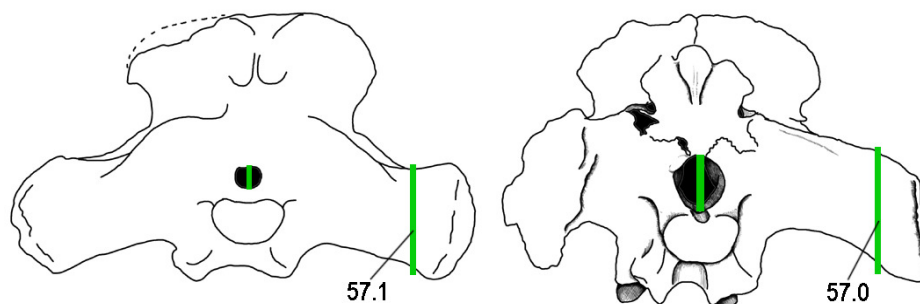


Fig. 4.17. Neurocráneos en vista posterior de *Tyrannosaurus* (BHI 3033) (A) y el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 (B). Las líneas en verde muestran la altura del foramen magno y la profundidad del proceso paraoccipital. No a escala.

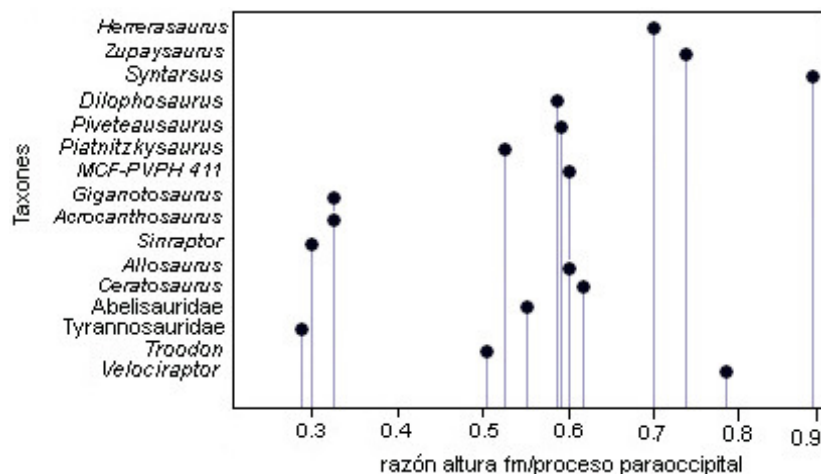


Gráfico 4.7. Gráfico que muestra la distribución del carácter 57, altura del proceso paraoccipital en relación a la altura del foramen magno, en los terópodos estudiados.

**58. Proceso paraoccipital, borde ventral con respecto al cóndilo occipital:** En vista posterior del neurocráneo, se reconocen dos situaciones (Bakker *et al.*, 1988; Rauhut, 2003, 2004): en una, el borde ventral del proceso paraoccipital está al mismo nivel o por encima del borde dorsal del cóndilo occipital (condición que se observa en algunos terópodos celofisoideos, *Herrerasaurus*, oviraptorosaurios, ornitisquios y sauropodomorfos) (Fig. 4.18A), mientras que en la otra el borde ventral del proceso paraoccipital está por la mitad o por debajo del cóndilo. Esta última condición se observa en el resto de los ceratosaurios y en la mayoría de los terópodos tetanuros, si bien hay variantes. En *Acrocanthosaurus atokensis* (Stovall y Langston, 1950) y en tiranosáuridos, el borde ventral del proceso paraoccipital está por debajo del cóndilo o muy cerca del borde ventral, mientras que en *Ceratosaurus* (NWC 1), *Allosaurus* (UUVP 5961), *Piatnitzkysaurus* (PULR 076), *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, y en abelisáuridos (e.g. *Abelisaurus* (MPCA 11.098), *Carnotaurus* (MACN-CH 894) y *Majungasaurus* (FMNH-PR 2100)), el borde ventral del proceso está al nivel de la mitad del cóndilo (Fig. 4.18B).

Codificación: Borde ventral del proceso paraoccipital al mismo nivel o por encima del borde dorsal del cóndilo (0); situado a la mitad del cóndilo o por debajo (1). (Rauhut, 2003, carácter 54).

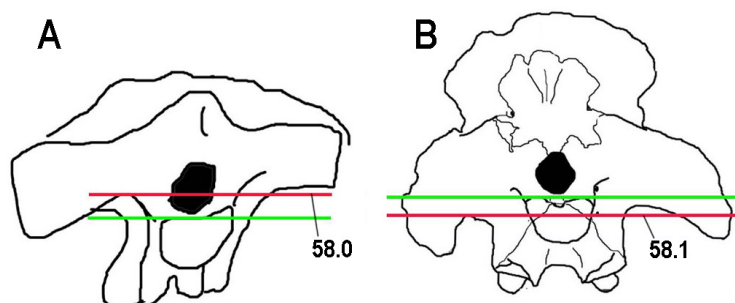


Fig. 4.18. Neurocráneos en vista posterior de *Herrerasaurus* (PVSJ 407) (A) y celurosauro indet. MCF-PVPH 411 (B). La línea roja marca el borde ventral del proceso paraoccipital y la línea verde marca el borde dorsal del cóndilo occipital. No a escala.

**59. Proceso paraoccipital, expansión distal:** Se considera que hay expansión distal del proceso paraoccipital cuando los bordes superior e inferior de la estructura no se mantienen paralelos distalmente (e.g. en *Poekilopleuron*? (Allain, 2002), celurosauro indet. MCF-PVPH 411, abelisáuridos y en tiranosáuridos) (Fig. 4.17). Otros terópodos presentan procesos paraoccipitales sin expansión distal (e.g. *Herrerasaurus* (PVSJ 407), *Zupaysaurus* (PULR 076), *Syntarsus* (Raath, 1977), *Dilophosaurus* (Welles, 1984) *Ceratosaurus* (MWC 1), *Allosaurus* (UUVP 5961) y *Troodon* (Currie, 1985)) (Fig. 4.20A). En los casos donde la expansión distal es muy leve, se la considera mínima (e.g. *Sinraptor* (IVPP 10600)).

Codificación: Proceso paraoccipital: no se expande distalmente o lo hace muy levemente (0); fuertemente expandido (1).

**60. Proceso paraoccipital, inclinación:** El proceso paraoccipital generalmente se dispone en un plano vertical quedando el borde o canto dorsal orientado dorsalmente (e.g. *Herrerasaurus* (PVSJ 407), *Syntarsus* (Raath, 1977), *Sinraptor* (IVPP 10600), *Ceratosaurus* (MWC1), *Allosaurus* (UUVP 5961), celurosauro indet. MCF-PVPH 411 y tiranosáuridos) (Fig. 4.6B). En otros casos, el proceso paraoccipital puede estar posteroventralmente inclinado distalmente, por lo que el canto del proceso se orienta anterodorsalmente (e.g. *Zupaysaurus* (PULR 076), *Carnotaurus* (MACN-CH 894), *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), tiranosáuridos como *Gorgosaurus* y *Tyrannosaurus*, y *Velociraptor* (Norell *et al.*, 2004)) (Fig. 4.6A). La inclinación del proceso probablemente permita una mayor inserción muscular, ya que el corte

transversal de un determinado paquete muscular sobre una pared inclinada presenta un área superficial mayor que el corte sobre una pared vertical (Snively, com. pers.).

Codificación: Proceso paraoccipital vertical a lo largo de toda su extensión (0); distalmente inclinado posteroventralmente (1) (modificado de Currie, 1995a).

**61. Proceso paraoccipital, borde dorsal:** En vista occipital, el borde dorsal del proceso paraoccipital, en contacto ventralmente con el ala posterolateral del parietal, es generalmente recto. Sin embargo, en algunos terópodos, este borde es convexo (e.g. *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), *Ekrixinosaurus* (MUCPV 294)), y dicha convexidad está limitada por un suave reborde. Probablemente marca una superficie de inserción muscular.

Codificación: Borde dorsal del proceso paraoccipital, en contacto con el ala posterolateral del parietal: recto (0); convexo (1).

**62. *Crista tuberalis* (metotic strut) desarrollo y relación con el foramen metótico:** En la mayoría de los terópodos, la *crista tuberalis* se desarrolla anteriormente al foramen metótico, el cual queda restringido a la región occipital y no es visible en vista lateral del neurocráneo. En algunos casos (eg. *Syntarsus rhodesiensis* (Tykoski y Rowe, 2004, fig. 3.2F)), la *crista tuberalis* está poco desarrollada ventral y lateralmente, y se ubica posterodorsal al foramen metótico, que de esta manera es visible parcialmente en vista lateral. En *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), la *crista tuberalis* se desarrolla por delante del foramen metótico, pero presenta una muesca para el receso columelar, que permite la observación parcial del foramen metótico en vista lateral (Fig. 3.56). En *Dromaeosaurus* (AMNH 5356, Currie, 1995a y 1997a), la observación del foramen metótico en vista lateral se debe probablemente a la mala preservación del material en ese sector (ver discusión en Capítulo 5, sección 5.2.9).

Codificación: *Crista tuberalis* poco desarrollada y proyectada lateralmente, permitiendo la observación total o parcial del foramen metótico en vista lateral (0); bien desarrollada y proyectada posterolateralmente, impidiendo la observación del foramen metótico en vista lateral (1).

63. ***Crista tuberalis*:** La *crista tuberalis* se desarrolla adosada lateralmente al tubérculo basal, generalmente alcanzando su extremo distal (e.g. *Dilophosaurus* (Welles, 1984), *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), *Poekilopleuron? valesdunensis* (Allain, 2002), *Gorgosaurus* (TMP 94.12.602), *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01), *Tyrannosaurus* (LACM 150167), *Acrocanthosaurus* (Franzosa y Rowe, 2005), *Allosaurus* (UUVP 5961), celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, abelisáuridos, *Velociraptor* (Norell *et al.*, 2004)). En otros casos, la *crista tuberalis* no alcanza el extremo distal del tubérculo basal (e.g. *Herrerasaurus* (PVSJ 407), *Syntarsus* (Raath, 1977, 1985), *Ceratosaurus* (MWC 1), *Piveteausaurus* (Taquet y Welles, 1977), *Irritator* (Sues *et al.*, 2002), *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), *Albertosaurus* (TMP 81.10.01), *Troodon* (Currie y Zhao, 1993a)). En *Sinraptor* (IVPP 10600), la rama ventral del opistótico sobrepasa el extremo distal del tubérculo basal.

Codificación: La *crista tuberalis* se desarrolla ventralmente sin alcanzar el extremo distal del tubérculo basal (0); lo alcanza (1); lo sobrepasa (2) (modificado de Currie y Zhao, 1993b).

64. ***crista tuberalis*, profundidad en relación a la distancia entre el foramen craneano V y el receso columelar:** En vista lateral del neurocráneo, esta cresta forma un área triangular, ventral al proceso paraoccipital y posterior al basiesfenoides. La profundidad de la *crista tuberalis* tiene un desarrollo variable en los distintos taxones (la unidad de referencia utilizada es la distancia anteroposterior entre el foramen craneano V y el receso columelar). La gráfica de la distribución de esta razón en los terópodos estudiados, resultó en tres rangos bien definidos, expresados como dos estados de carácter (gráfico 4.8). En algunos terópodos, la profundidad de la *crista tuberalis* es igual o menor a la unidad de referencia (e.g. *Syntarsus* (Raath, 1977, 1985), *Piveteausaurus* (Taquet y Welles, 1977), *Poekilopleuron? valesdunensis* (Allain, 2002), *Irritator* (Sues *et al.*, 2002), *Acrocanthosaurus*, celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, *Troodon* (TMP 82.19.23)), mientras que en otros casos es mayor (e.g. *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), *Ceratosaurus* (MWC 1), abelisáuridos, *Allosaurus* (UUVP 5961) y tiranosáuridos). En *Sinraptor* (IVPP 10600), la *crista tuberalis* está sumamente desarrollada, midiendo desde el receso columelar hasta el margen posterior varias veces la distancia de referencia, mientras que en *Giganotosaurus*

(MUCPV-CH 1) está tan poco desarrollada que permite la observación parcial del foramen metótico en vista lateral (Fig.3.57).

Codificación: Profundidad de la *crista tuberalis*: igual o menor (0); mayor (1) que la distancia entre el foramen V y el receso columelar.

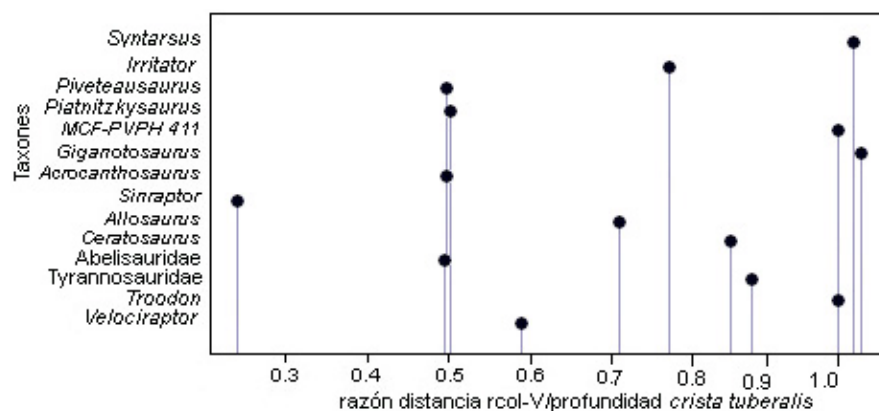


Gráfico 4.8. Gráfico que muestra la distribución del carácter 64, *profundidad de la crista tuberalis*, en los diversos terópodos estudiados.

65. ***Crista tuberalis (metotic strut), robustez:*** La rama ventral del opistótico es una estructura laminar en la mayoría de los terópodos. En *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), no se trata de una lámina delgada, sino que está sumamente engrosada (Fig. 3.56).

Codificación: *crista tuberalis* delgada (0); robusta (1).

66. **Lateroesfenoides, desarrollo lateral del proceso postorbital:** En los terópodos el proceso postorbital del lateroesfenoides se desarrolla transversalmente al eje axial, y en algunos casos, el extremo distal del proceso sobrepasa lateralmente el frontal ofreciendo una superficie de contacto ventral para el postorbital. En esos casos en los que el hueso postorbital está desarticulado del neurocráneo, en vista dorsal se observa el extremo distal del proceso postorbital del lateroesfenoides por debajo del frontal (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, *Piveteausaurus* (Taquet y Welles, 1977, fig. 2, pág. 198), *Ceratosaurus* (MWC 1), *Acrocanthosaurus*, *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), *Sinraptor* (IVPP 10600) y tiranosáuridos) (Fig. 4.6B).

Codificación: Proceso postorbital del lateroesfenoides, se desarrolla lateralmente sobrepasando el borde lateral del frontal: no (0); si (1).

**67. Lateroesfenoides, forma del proceso postorbital:** El proceso postorbital del lateroesfenoides presenta en general dos morfologías básicas, que pueden definirse como a) deprimido y b) columnar. Los procesos no deprimidos o columnares tienen forma de dedo y en corte transversal son generalmente subtriangulares (e.g. abelisáuridos) o subcirculares (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411) (Fig. 4.19A). Por otra parte, el proceso postorbital del lateroesfenoides puede presentarse deprimido dorsoventralmente, en forma de ala de avión. Estos están generalmente adosados ventralmente al frontal (e.g. *Allosaurus* (UUVP 5961, Fig. 2.10C) y *Ceratosaurus* (MWC 1)) y también firmemente fusionados a éste (e.g. *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) y *Sinraptor* (IVPP 10600)) (Fig. 4.19B).

Codificación: Proceso postorbital del lateroesfenoides en forma de dedo, columnar (0); deprimido dorsoventralmente, aplanado (1).

**68. Lateroesfenoides, impresión del contacto con el epipterigoides:** Sobre la cara anteroventral de la base del proceso postorbital del lateroesfenoides, el contacto con el epipterigoides puede evidenciarse como una pequeña cavidad ciega o depresión circular. En algunos casos la cavidad está muy bien desarrollada (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH-411) (Fig. 4.19A), mientras que en otros es más suave y menos profunda (e.g. *Carnotaurus*, *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Allosaurus* (UUVP 5961) y *Tyrannosaurus* (LACM 150167)). En la mayoría de los terópodos estudiados el epipterigoides no deja una marca bien definida sobre la cara lateral del neurocráneo (e.g. *Ceratosaurus* (MWC 1), *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), *Sinraptor* (IVPP 10600), y los tiranosáuridos *Daspletosaurus* (TMP 2001.30.01), *Albertosaurus* (TMP 81.10.1), *Gorgosaurus* (TMP 94.12.602, calco de ICM 2001.89.1)).

Codificación: Marca dejada por el epipterigoides sobre la cara anteroventral del proceso postorbital del lateroesfenoides: presente (0); ausente (1).



**69. Lateroesfenoides, participación en la formación del foramen del nervio craneano V:** En la mayoría de los terópodos en los cuales todas las ramas del Trigémico atraviesan un único foramen, el lateroesfenoides conforma generalmente el margen anterior del foramen (e.g. *Giganotosaurus*, *Carcharodontosaurus*, *Sinraptor*, *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000; Sanders y Smith, 2005), *Poekilopleuron?* (Allain, 2002)), excepto en troodontidos, donde el único foramen craneano V está completamente incluido en el lateroesfenoides (Currie, 1985). En los tiranosáuridos (e.g. *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01)), la rama oftálmica del Trigémico está separada y el foramen V<sub>1</sub> está incluido en el lateroesfenoides, mientras que el foramen V<sub>2,3</sub> (ramas maxilar y mandibular del Trigémico) está en el proótico. En el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 se observa como todas las ramas del trigémico abandonan el endocráneo a través de un único foramen en el proótico, y la rama oftálmica se separa después, estando el foramen V<sub>1</sub> en el lateroesfenoides (Fig. 3.47). En el caso de forámenes separados para el Trigémico, se considera que el lateroesfenoides participa en la formación de al menos el foramen de la rama oftálmica.

Codificación: Lateroesfenoides participa en la formación del/ los forámenes del nervio craneano V (0); no participa (1) (Currie y Zhao, 1993a).

**70. Cresta preótica (*preotic pendant*), desarrollo:** Esta proyección laminar nace en la pared lateral del neurocráneo, en cercanías del foramen craneano V, y se proyecta posteroventralmente, cubriendo el sector del basiesfenoides en el que abre el foramen de la carótida interna y el receso timpánico lateral de estar desarrollado. La presencia de una cresta preótica bien desarrollada no indica necesariamente la presencia por debajo de la misma de un receso timpánico lateral bien desarrollado. Por ejemplo en los tiranosáuridos (LACM 150167; TMP 2001.36.01), la cresta preótica recubre la pared lateral del basicráneo donde no se desarrolla un receso timpánico lateral. Por el contrario, en *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073) abelisáuridos (e.g. *Carnotaurus*) y probablemente en *Troodon* (TMP 82.19.23), la cresta preótica, bien desarrollada, recubre parcialmente un amplio receso timpánico lateral (Fig. 4.15B). En el celurosaurio indet. MCF-PVPH-411 tanto la cresta preótica como el receso timpánico lateral están sumamente reducidos (Fig. 4.15A).

Codificación: Cresta preótica: reducida (0); bien desarrollada y expandida, formando una lámina que recubre parcial o totalmente la abertura de la carótida interna y /o el receso timpánico lateral si está desarrollado (1).

71. **Cresta subótica:** En algunos terópodos posterodorsalmente a la cresta preótica (*preotic pendant*) el proótico desarrolla una pequeña proyección laminar en forma de lengua que recubre anterolateralmente el receso columelar, separando dicha abertura de los forámenes craneanos V y VII. La denominación de *cresta subótica* es propuesta en esta Tesis para dicha proyección (nuevo término, ver glosario). Su origen en el proótico se observa claramente en *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073, Fig. 3.23). La cresta subótica puede en algunos casos parecer una extensión de la cresta preótica debido a la continuidad que hay entre las mismas (e.g. *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), *Sinraptor* (IVPP 10600)), o puede estar claramente separada (e.g. *Allosaurus* (UVP 5961) y los tiranosáuridos *Gorgosaurus* (TMP 94.12.602, Fig. 2.7A) y *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01)). En *Tyrannosaurus* (LACM 150167), hay una pequeña cresta o septo laminar separando el receso columelar de los forámenes craneanos V y VII, pero no se proyecta posteriormente y no es visible en vista lateral del neurocráneo.

Codificación: Cresta subótica separando los forámenes craneanos V y VII del receso columelar: ausente (0); presente, pero continua con la cresta preótica (1); presente y claramente independiente de la cresta preótica (2).

72. **Receso columelar (*stapedial recess*) y cresta otoesfenoidal, desarrollo:** Cuando la cresta otoesfenoidal es conspicua, forma una repisa o techo sobre el receso columelar, que de esta manera queda anterodorsalmente recubierto por el proótico (e.g. *Dilophosaurus* (Welles, 1984), *Irritator* (Sues *et al.*, 2002), *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), tiranosáuridos, *Troodon*). Cuando este “techo” está ausente, la superficie del hueso (proótico y opistótico) dorsal al receso columelar es suavemente convexa y la abertura del receso es menos profunda (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, *Herrerasaurus*, *Giganotosaurus*, *Sinraptor*, *Ceratosaurus*, *Allosaurus*) (Fig. 4.15A).

Codificación: Cresta otoesfenoidal conspicua bordeando al receso columelar: ausente (0); presente (1).

73. **Septo interorbitario:** Hablar de la presencia o ausencia del septo interorbitario no es del todo correcto ya que la estructura está presente en el animal vivo, ya sea en forma cartilaginosa u ósea. Solo los septos osificados o mineralizados se preservan en los materiales fósiles. No hay evidencia de que la osificación del septo en los terópodos no esté en directa relación con el estado ontogenético del individuo (Currie, com. pers.). Sin embargo, la presencia de septo osificado en taxones de un mismo clado, como por ejemplo en *Carnotaurus* (MACN-CH 894), *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), o en *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) y ambas especies de *Carcharodontosaurus* (SGM-Din 1; Brusatte y Sereno, 2007), soporta la utilización de este carácter. En los tiranosáuridos no hay un septo interorbitario osificado, excepto tal vez por unos restos en un ejemplar maduro de *Tyrannosaurus* (Osborn, 1912, fig. 7)

Codificación: Septo interorbitario: no osificado (0); osificado (1).

74. **Supraoccipital, participación en la formación del borde dorsal del foramen magno:** En la mayoría de los terópodos, sobre todo en los tetanuros, el supraoccipital participa de la formación del borde dorsal el foramen magno. Dicha participación puede estar reducida cuando los exoccipitales se acercan entre sí por encima del foramen magno, limitando la participación del supraoccipital en el margen dorsal, en algunos casos excluyéndolo cuando contactan entre si (e.g. *Chilantaisaurus maortuensis* (Hu, 1964), *Acrocanthosaurus* (Stoval y Langston, 1950; Harris, 1998) y ceratosaurios como *Dilophosaurus wetherilli* (Welles, 1984), *Colophysis bauri* (Colbert, 1989), *Syntarsus rhodesiensis* (Raath, 1977) y *S. kayentakatae* (Tykoski, 1998)). En los abelisauroideos con neurocráneo conocido, no se reconocen suturas entre el exoccipital y el supraoccipital debido al grado de fusión alcanzado, si bien evidencia indirecta indica que el supraoccipital participa en forma reducida de la formación del margen dorsal del foramen magno. Generalmente, cada exoccipital proyecta una pequeña lengüeta que puede estar más o menos desarrollada hacia la cavidad del foramen que corresponden a los puntos de contacto con la primera vértebra (Rauhut, 2004). En los ejemplares donde la sutura exoccipital-supraoccipital es visible, el contacto se encuentra dorsal a dichas estructuras (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411). En el caso particular de *Giganotosaurus*, Coria y Currie (2002a)

interpretan que el supraoccipital excluye al exoccipital de la formación del foramen magno mediante proyecciones ventrales. Sin embargo, se trata de proyecciones ventrales que solapan ambos exoccipitales sobre los márgenes laterales del foramen magno excluyéndolos solo virtualmente de la formación de sus márgenes (obs. pers.).

Codificación: Participación del supraoccipital en el borde dorsal del foramen magno amplia (0); reducida a una proyección sobre la línea media (1); ausente (2) (modificado de Allain, 2002)

75. **Supraoccipital, altura máxima:** Esta condición hace referencia a la posición relativa del extremo distal del supraoccipital (más precisamente de la prominencia supraoccipital) en relación al nivel del techo craneano en la región interorbitaria.

Codificación: Supraoccipital: no sobrepasa dorsalmente el nivel de la región interorbitaria del frontal (0); sí sobrepasa (1).

76. **Supraoccipital, expansión dorsoventral:** El desarrollo dorsal del supraoccipital por encima del foramen magno se cuantifica en relación a la altura de este último (Coria y Currie, 2002a). La gráfica de la distribución de la razón en los terópodos estudiados mostró tres rangos bien diferenciados (gráfico 4.9). En prosaurópodos y saurópodos la expansión dorsal del supraoccipital por encima del foramen magno, no supera la altura del foramen magno (Wilson, 2002, carácter 43), mientras que en los terópodos la altura del supraoccipital es ampliamente variable, teniendo entre una y dos veces (e.g. *Herrerasaurus*, celurosaurio indet. MCF-PVPH 411) (Fig. 4.21A), o más de tres veces (e.g. abelisáuridos, tiranosáuridos) (Fig. 4.21C) la altura del foramen magno.

Codificación: Expansión dorsal del supraoccipital por encima del foramen magno igual (0); entre una y dos veces (1); más de dos veces la altura del foramen magno (2) (modificado de Coria y Currie, 2002a).

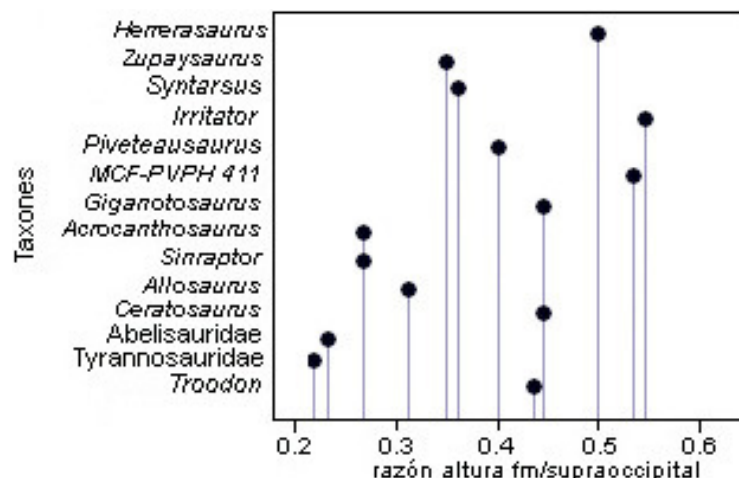


Gráfico 4.9. Gráfico que muestra la distribución del carácter 76, desarrollo dorsoventral del supraoccipital, en los diversos terópodos estudiados.

#### 77. Supraoccipital, forma de la prominencia:

Codificación: Prominencia supraoccipital: globosa, sin bordes netos (0); en forma de lágrima con bordes laterales no paralelos (1); con bordes paralelos o subparalelos, afilados y triangular en corte transversal (2).

**78. Supraoccipital, prominencia. Relación con la cresta nugal:** La prominencia supraoccipital se desarrolla por detrás de la cresta nugal. Por ejemplo en tiranosáuridos y abelisáuridos el extremo distal de la prominencia acompaña el desarrollo de la cresta nugal, estando al mismo nivel o casi al mismo nivel que el borde dorsal de la cresta nugal (Fig. 4.21C), mientras que en el ejemplar MCF-PVPH 411 claramente la cresta nugal sobrepasa dorsalmente el extremo distal del supraoccipital (Fig. 4.21A).

Codificación: Prominencia supraoccipital, acompaña el desarrollo de la cresta parietal hasta el borde o casi hasta el borde (0); no acompaña (1).

**79. Supraoccipital, desarrollo longitudinal de la prominencia supraoccipital:** En algunos terópodos la prominencia supraoccipital es pequeña y se desarrolla en el tercio o mitad anterior del supraoccipital como en el ejemplar (MCF-PVPH 411), mientras que en otros, como en *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), su desarrollo puede

ser mayor. La gráfica de la distribución de la razón largo de la prominencia supraoccipital/largo del supraoccipital, en los terópodos estudiados, mostró dos rangos bien definidos (gráfico 4.10).

Codificación: Largo de la prominencia supraoccipital en relación a la longitud del supraoccipital: 50% o menos (0); más de un 60% (1) (modificado de Smith *et al.*, 2007a, carácter 99).

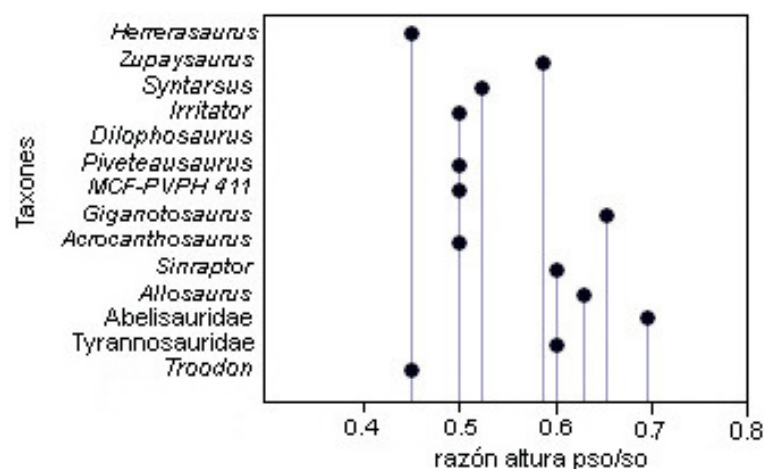


Gráfico 4.10. Gráfico que muestra la distribución del carácter 79, *largo de supraoccipital ocupado por la prominencia supraoccipital*, en los diversos terópodos estudiados.

**80. Supraoccipital, ancho de la prominencia:** Para este carácter el ancho de la prominencia se cuantifica en relación al ancho del foramen magno.

Codificación: Ancho de la prominencia supraoccipital: menor o igual (0); mayor (1), que el ancho del foramen magno (Coria y Currie, 2002a).

**81. Proyección posteromedial del supraoccipital:** Si bien el parietal emite una proyección posteromedial que solapa el supraoccipital en neoceratosaurios y carcharodontosáuridos, solo en los primeros tanto el parietal como el supraoccipital conforman una proyección posterior en forma cónica (Fig. 4.15B), cuyo extremo más distal, formado por el supraoccipital, puede acercarse al nivel del cóndilo occipital, e incluso sobrepasarlo según algunos autores (Serenó *et al.*, 2004).

Codificación: Proyección posteromedial del supraoccipital: ausente (0); presente pero sin alcanzar el nivel del cóndilo occipital (1); presente y proyectada alcanzando el nivel del cóndilo occipital (2) (modificado de Sereno *et al.*, 2004, carácter 55).

82. **Ángulo occipitofrontal:** El ángulo occipitofrontal (Coria y Currie, 2002a), está formado entre el techo del cráneo y la tabla occipital (ver Capítulo 2, sección 2.3d). En algunos terópodos el ángulo occipitofrontal es obtuso (e.g. *Ceratosaurus* (Sanders y Smith, 2005), *Sinraptor* (IVPP 10600) y carcharodontosáuridos (Coria y Currie, 2002a)), mientras que en la mayoría de los terópodos estudiados el ángulo occipitofrontal es agudo (e.g. *Herrerasaurus* (PVSJ 407), *Zupaysaurus* (PULR 076), *Syntarsus* (Raath 1977), *Irritator* (Sues *et al.*, 2002), *Dilophosaurus* (Welles, 1984), *Poekilopleuron? valesdunensis* (Allain, 2002), *Piveteausaurus* (Taquet y welles, 1977), abelisáuridos, *Allosaurus*, *Acrocanthosaurus*, celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, y *Troodon* (Currie, 1985)). En *Tyrannosaurus* (Osborn, 1912, plate III), el ángulo occipitofrontal es aproximadamente recto.

Codificación: Ángulo occipitofrontal: recto o agudo (0); obtuso (1)

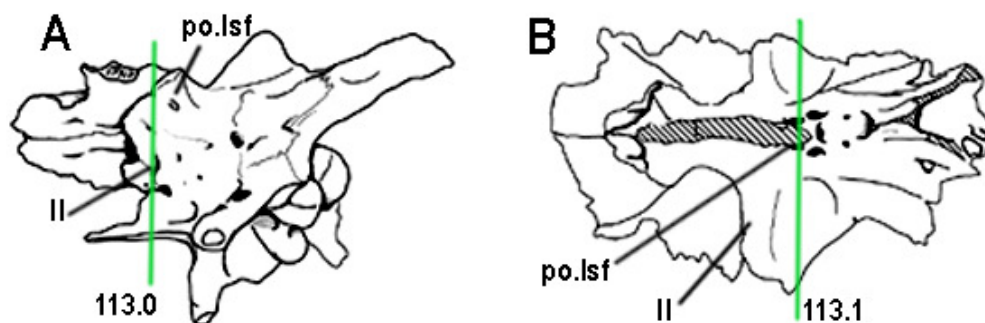


Fig. 4.19. Celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, neurocráneo en vista ventrolateral (imagen fue invertida para facilitar comparación) (A); y *Carcharodontosaurus* (SGM-Din 1), neurocráneo en vista ventral (B). La línea en verde pasa sobre el foramen craneano II. No a escala.

83. **Fenestra posttemporal, evidencia sobre el proceso paraoccipital:** En los terópodos se observa una gran disminución del tamaño de la fenestra posttemporal. Sin embargo, si bien la fenestra se reduce, alcanzando el tamaño de un foramen, ésta no

desaparece. Una fenestra posttemporal bien desarrollada –para los parámetros observados en los terópodos- se conoce para *Coelophysis* (Colbert, 1989) y *Syntarsus* (Tykoski, 1998). En el resto de los terópodos estudiados, la fenestra posttemporal está reducida (e.g. abelisáuridos), incluso hasta el tamaño de un foramen (e.g. *Troodon* (Currie y Zhao, 1993b)). En algunos terópodos parte del margen posteroventral del foramen posttemporal queda marcado sobre el opistótico, en el borde dorsal del proceso paraoccipital (e.g. *Herrerasaurus* (PVSJ 407) y *Troodon* (TMP 82.19.23)). Los estados de carácter que se proponen entonces no son presencia/ausencia de fenestra posttemporal, sino presencia/ausencia de marcas o impresiones de la fenestra posttemporal reducida (es básicamente el borde ventral de un foramen) sobre el borde dorsal del proceso paraoccipital (opistótico).

Codificación: Impresión o borde del foramen posttemporal sobre el proceso paraoccipital, ausente (0); presente (1).

**84. Región occipital, orientación:** El sector dorsal de la pared posterior del neurocráneo, es en la mayoría de los terópodos generalmente vertical (perpendicular al plano axial). En algunos terópodos esta pared puede estar inclinada posteroventralmente (e.g. *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1)) de manera tal que el foramen magno abre sobre un plano inclinado, mientras que en otros, solamente el supraoccipital está inclinado posteroventralmente y el foramen magno se encuentra sobre un plano vertical (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, *Sinraptor* (IVPP 10600) y *Ceratosaurus* (calco de MWC1)).

Codificación: Sector dorsal de la región occipital del neurocráneo vertical (0); inclinada posteroventralmente (1) (Currie y Carpenter, 2000, carácter 25; Allain, 2002 carácter 43).

**85. Elementos etmoidales (esfenetmoides + mesetmoides fusionados), osificación:** Los elementos etmoidales no siempre osifican en los terópodos, permaneciendo en estado cartilaginoso durante toda la vida del animal, por lo que se trata de un sector del neurocráneo poco conocido. El esfenetmoides cierra la cavidad del tracto olfatorio y los bulbos olfatorios, mientras que el mesetmoides forma el septo internasal que



separa en dos la cavidad de los bulbos olfatorios. Otro elemento etmoidal, el septoesfenoides, puede osificar por detrás del esfenetmoides cerrando el sector más proximal de la cavidad del tracto olfatorio, como fuera mencionado por Welles y Langston (inédito) para *Acrocanthosaurus*. En el ejemplar MCF-PVPH 411 y en *Sinraptor* (IVPP 10600), el esfenetmoides es un elemento en forma de U y no está fusionado al frontal, quedando un pequeño espacio sin osificar entre este elemento y el orbitoesfenoides (Fig. 4.20B). En los tiranosáuridos (e.g. TMP 2001.36.01), el esfenetmoides está firmemente fusionado al frontal y contacta posteriormente directamente con el orbitoesfenoides (Fig. 4.20C). En *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), abelisáuridos y *Ceratosaurus* (calco de MWC 1), tanto el esfenetmoides como el septo interorbitario están osificados y fusionados de forma indistinguible con el orbitoesfenoides, por lo que la presencia de un septoesfenoides no puede ser confirmada (Fig. 4.20A). En tiranosáuridos (Ali, *et al.*, 2008), carcharodontosáuridos y abelisáuridos, el esfenetmoides tiene forma de anillo y cierra además dorsalmente la cavidad de los bulbos olfatorios. El desarrollo anteroposterior de los elementos etmoidales equivale a la longitud del tracto olfatorio (distancia entre el foramen craneano II y el foramen craneano I en el esfenetmoides). La relación entre esta distancia y la distancia entre el foramen I y el receso columelar se expresa como un porcentaje.

Codificación: Elementos etmoidales: no osificados (0); osificados, longitud del tracto olfatorio 45-60% de la distancia foramen I-receso ótico externo (1); osificados, longitud del tracto olfatorio 16-40% de la distancia foramen I-receso ótico externo (2).

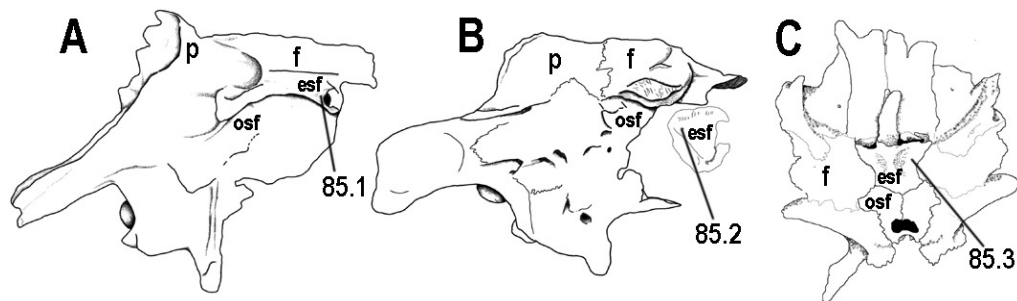


Fig. 4.20. . Neurocráneo en vista lateral derecha de *Ceratosaurus* (calco de MWC 1), (A); y celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 (B); *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01), sector anterior del neurocráneo en vista ventral (C). No a escala.

86. **Cóndilo occipital, neumaticidad del cuello:** En neurocráneos completos, este tipo de información solo se obtiene mediante el uso de tomografías computadas (e.g. ejemplar MCF-PVPH-411, *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), *Sinraptor* (IVPP 10600), *Troodon* (TMP 82.19.23)) (Coria y Currie, 2002a)). En otros casos la presencia de fracturas permite acceder a estas cavidades neumáticas internas (eg. abelisauroides *Ilokelesia* (MCF-PVPH 35), *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236), *Ekrixinatosaurus* (MUCPV 294). Este carácter fue definido para los carcharodontosáuridos por Coria y Currie (2002a), y hace referencia a un par de cavidades neumáticas unidas ventralmente, que se observan en vista ventral entre el basioccipital y el basiesfenoides. En el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, las tomografías mostraron en el interior del cuello del cóndilo un par de cavidades longitudinales separadas, que abren en el receso basiesfenoidal mediante un par de aberturas elongadas en el interior del mismo. Aberturas similares se observan en el receso basiesfenoidal de *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073) y se infiere el desarrollo de cavidades neumáticas internas similares para ese taxón. En los abelisauroides, la presencia de cavidades neumáticas pares grandes y separadas por un septo, desarrolladas entre el cuello del cóndilo y el receso basiesfenoidal, se reconocen para *Ilokelesia* y *Aucasaurus*, si bien en este último, las cavidades no se desarrollan a lo largo de todo el cuello del cóndilo como en el primero (Fig. 3.99). Si bien las cavidades de *Giganotosaurus*, el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 y los abelisauroides, no son exactamente iguales, se trata de cavidades pares separadas por un septo laminar, que se desarrollan en el cuello del cóndilo afectando tanto al basioccipital como al basiesfenoides y estrechamente relacionadas con el receso basiesfenoidal, por lo que probablemente sean homólogas. La unión ventromedial de las cavidades en carcharodontosáuridos estudiados por Coria y Currie (2002a), se da en individuos totalmente adultos, por lo que podría deberse a la ontogenia. En algunos tiranosáuridos, solo la base del cuello del cóndilo occipital muestra neumatización (e.g. *Tyrannosaurus*, Osborn, 1912; *Nanotyrannus*, Witmer y Ridgely, en prensa).

Codificación: Cuello del cóndilo: macizo (0); con cavidades neumáticas parasagittales, cilíndricas o amplias que afectan al menos el sector proximal del cuello del cóndilo sino su totalidad (1) (modificado de Coria y Currie 2002a, carácter 6).

87. **Bolsillo o receso subcondilar:** Se trata de un receso o cavidad simple en la cara posterior del basioccipital, ventralmente cóndilo occipital, que separa ambos tubérculos posteriormente (e.g. MCF-PVPH 411, *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), *Poekilopleuron?* *valesdunensis* (Allain, 2002), *Piveteausaurus* (Taquet y Welles, 1977) y *Tyrannosaurus* (LACM 150167)) (Fig. 4.21A,C). En algunos casos se trata simplemente de un surco longitudinal, pero puede estar reducido a una simple depresión subcircular (e.g. *Herrerasaurus* (PVSJ 407), *Allosaurus* (UUV 5961), *Sinraptor* (IVPP 10600) y la mayoría de los tiranosáuridos). En el caso de los tubérculos fuertemente fusionados entre sí formando una placa vertical en vista posterior, se considera a este receso ausente (e.g. abelisáuridos, *Ceratosaurus* (Sanders y Smith, 2005), *Troodon* (TMP 82.19.23)) (Fig. 4.21C).

Codificación: Bolsillo subcondilar ausente o reducido a un surco o foramen (0); bien desarrollado (1).

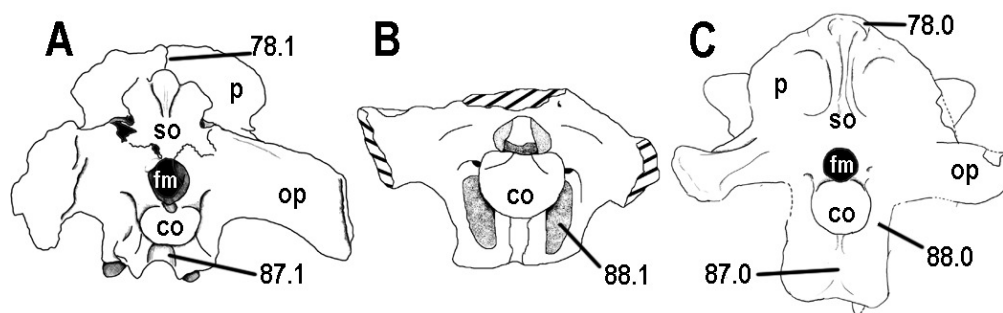


Fig. 4.21. Celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 (A), *Piatnitzkysaurus floresi* (PVL 4073) (B) y *Carnotaurus sastrei* (MACN-CH 894) (C). Neurocráneo en vista occipital. No a escala.

88. **Bolsillo o receso paracondilar:** Este receso neumático, dorsoventralmente elongado, se desarrolla lateralmente al cóndilo occipital, excavado en el basioccipital y abarcando probablemente parte del opistótico en la cara posterior de la *crista tuberalis* (e.g. *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), tiranosáuridos)) (Fig. 4.21B). El receso o depresión en el que en algunos terópodos abren conjuntamente el/los forámenes del nervio craneano XII y el foramen metótico no es equivalente al receso paracondilar.

Codificación: Bolsillo paracondilar: ausente (0); presente (1).

89. **Receso basiesfenoidal, presencia y desarrollo:** La presencia y grado de desarrollo de esta cavidad neumática define la neumaticidad del basiesfenoides. El receso basiesfenoidal está bien desarrollado en diversos taxones (e.g. *Syntarsus* (Tykosky, 1998), *Dilophosaurus wetherilli* (Welles, 1984), *Poekilopleuron? valdesdunensis* (Allain, 2002), *Piveteausaurus divesensis* (Taquet y Welles, 1977) *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), *Allosaurus* (UUVP 5961), celurosaurio indet. MCF-PVPH-411, dromeosáuridos (AMNH 5356, Currie, 1995; Norell, *et al.*, 2006), tiranosáuridos, ornitomímidos (Makovicky *et al.*, 1998; Osmólska *et al.*, 1972), el oviraptórido *Avimimus portentosus* (Kursanov, 1985, fig. 1 D)) (Fig. 4.14B). Cuando el receso basiesfenoidal está reducido o ausente, la superficie ventral del basiesfenoides entre los tubérculos basales y los procesos basipterigoideos es lisa (e.g. *Troodon* (TMP 82.19.23)), o hay un pequeño foramen en el sector posterior (e.g. *Herrerasaurus* (PVSJ 407) y en los prosaurópodos) (Fig. 4.14A). La mayoría de los autores considera solo los estados presencia y ausencia (o eventualmente reducción del receso) (Currie *et al.*, 2003, Norell *et al.*, 2000; Rauhut 2003; Wilson *et al.*, 2003), y algunos hacen una distinción entre los elementos óseos que son afectados por la presencia del receso (Hwang *et al.*, 2004; Xu *et al.*, 2002). Rauhut (2003) destaca además la diferencia que existe entre la ausencia de receso basiesfenoidal que se observa por un lado en *Herrerasaurus* y en los prosaurópodos, y por otro lado en los troodóntidos, donde el receso basiesfenoidal se pierde secundariamente (Makovicky y Norell, 2004), pero internamente el cuerpo del basiesfenoides es altamente neumático (Currie y Zhao, 1993a), condición que también se observa en las aves actuales. Por esta razón, la ausencia de receso basiesfenoidal en troodóntidos no se trata como tal, sino como un estado de carácter derivado dentro de los terópodos.

Codificación: Receso basiesfenoidal reducido a un foramen o ausente (0); bien desarrollado (1); cerrado secundariamente, basiesfenoides altamente neumático (2).

90. **Superficie ventral del basiesfenoides, orientación:** Esta condición hace referencia a la orientación de la superficie ventral del basiesfenoides delimitada entre los procesos basipterigoideos y los tubérculos basales con respecto al plano axial o sagital. Currie *et al.*, (2003) utilizan el carácter “orientación del receso

basiesfenoidal”, que no puede aplicarse a aquellos taxones donde no hay receso. La delimitación de un área o superficie permite incluir en el presente análisis filogenético, aquellos taxones en los que el receso basiesfenoidal está reducido o ausente (e.g. *Herrerasaurus*, PVSJ 407) o cerrado secundariamente (e.g. troodóntidos; (Makovicky y Norell, 2004). La cara ventral del basiesfenoides puede estar ventralmente orientada, en cuyo caso la base del basiesfenoides es horizontal (e.g. *Piatnitzkysaurus*, abelisáuridos); casi horizontal (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, tiranosáuridos); o puede estar orientada posteroventralmente, en cuyo caso la base del basiesfenoides o la abertura del receso basiesfenoidal no es horizontal (e.g. *Coelophysis* (Colbert, 1989), *Irritator* (Sues *et al.*, 2002), carcharodontosáuridos, *Sinraptor* (IVPP 10600).

Codificación: Superficie ventral del basiesfenoides: orientada ventralmente (0); o posteroventralmente (1) (modificado de Currie *et al.*, 2003, carácter 7).

**91. Observación del receso basiesfenoidal en vista posterior.** Cuando la cara ventral del basicráneo es horizontal, sus elementos solo son visibles en vista ventral, esté el receso basiesfenoidal presente (e.g. *Piatnitzkysaurus*, *Poekilopleuron?* *valesdunesnsi* (Allain, 2002), *Piveteausaurus* (Taquet y Welles, 1977), *Ceratosaurus*, abelisáuridos, *Velociraptor* (Norell *et al.*, 2004)) o ausente (e.g. *Herrerasaurus*, *Troodon*). Cuando la base del basiesfenoides no es horizontal, puede deberse a un mayor desarrollo en profundidad del sector anterior del basiesfenoides, al nivel de los procesos basipterigoideos. Cuando el receso basiesfenoidal está bien desarrollado, parte del mismo (sobre todo la lámina que une ambos procesos basipterigoideos entre sí) puede observarse parcialmente en vista posterior (e.g. *Syntarsus* (Raath, 1977, fig. 5), *Dilophosaurus* (Welles, 1984), *Allosaurus* (UUV 5961), celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, tiranosáuridos). En sinraptóridos y carcharodontosáuridos, el basiesfenoides está proyectado posteroventralmente, permitiendo la observación parcial de algunos recesos en vista posterior. En el caso particular del espinosáurido *Irritator* (Sues *et al.*, 2002), el receso basiesfenoidal se observa más en vista posterior que en vista ventral, debido a la extrema cercanía que presentan los procesos basipterigoideos con los tubérculos basales y a la profundidad que desarrolla la lámina que une transversalmente a los primeros.

Codificación: Receso basiesfenoidal o superficie ventral del basiesfenoides, solo se observa en vista ventral (0), se observa en vista ventral y parcialmente en vista posterior (1).

92. **Receso basipterigoideo:** Este recesso neumático se evidencia como una abertura irregular en la base del proceso basipterigoideo, ubicada anteroventralmente al recesso timpánico lateral (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, *Allosaurus* (UUVP 5961), (Norell y Makovicky, 2002), *?Stokesosaurus clevelandi* y *Ceratosaurus nasicornis* (Chure y Madsen, 1998), *Velociraptor* (Barsbold y Osmólska, 1999), *Oviraptor* (Norell *et al.*, 2001) y en algunos tiranosáuridos como *Daspletosaurus* (Currie, 2003), *Tyrannosaurus* e *Itemirus medullaris* (Kursanov, 1976). El recesso basipterigoideos mencionado por Rauhut (2004) para *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), es considerado en esta Tesis como la parte anteroventral del recesso timpánico lateral. La presencia del recesso basipterigoideo podría estar determinada por el estadio ontogenético del animal (ver capítulo 5, sección 5.2.10), pero por el momento no se descarta la utilidad del carácter, por lo que es incluido en este análisis.

Codificación: Receso basipterigoideo ausente (0); presente (1) (Norell *et al.*, 2001, carácter 16; Norell y Makovicky, 2002, carácter 16).

93. **Receso subselar:** Si bien los estados de carácter hacen referencia a la presencia o ausencia de este recesso, en este análisis el grado de desarrollo de la cavidad (pequeña o grande) no es tenido en cuenta. En algunos terópodos el recesso subselar está muy bien desarrollado, y no solo abarca la cara ventral del basiesfenoides, sino también parte de la anterior, por lo que la cavidad es visible en vista anterior (e.g. *Piatnitzkysaurus*, abelisáuridos). En otros terópodos, el recesso subselar es una pequeña cavidad por delante de los procesos basipterigoideos (e.g. *Allosaurus* (UUVP 5961, Fig. 2.10C) o *Velociraptor* (Barsbold y Osmólska, 1999)), y solo es visible en vista ventral del neurocráneo. El recesso subselar está ausente en el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 (Fig. 3.37) y en *Troodon* (TMP 82.19.23) (Fig. 2.17D).

Codificación: Receso subselar presente, poco desarrollado y no visible en vista anterior (0); presente y ampliamente desarrollado anteroventralmente en el basiesfenoides (1); ausente (2).

94. **Receso timpánico caudal o posterior:** Este receso neumático se evidencia sobre la cara anterior del proceso paraoccipital como una abertura alargada, excavada en el opistótico por detrás del receso columelar y debajo del contacto proótico-opistótico (Fig. 4.13A). El receso timpánico caudal está presente en *Sinraptor* (IVPP 10600), *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01), *Gorgosaurus* (MOR 557), *Velociraptor* (Barsbold y Osmólska, 1999; Norell *et al.*, 2004), en un dromeosáurido indeterminado (pero no en *Dromaeosaurus*), *Deinonychus* y en ornitomíidos (Norell *et al.*, 2006). La presencia del receso timpánico caudal fue considerada característica de Coelurosauria (Norell *et al.*, 2006), pero su identificación en *Sinraptor* (IVPP 10600), indica que el receso aparece basalmente en la evolución de los Tetanurae.

Codificación: Receso timpánico caudal: ausente (0); presente (1) (modificado de Norell y Makovicky 2002, carácter 25).

95. **Receso timpánico lateral:** Siguiendo la clasificación de Witmer (1997), esta cavidad neumática afecta la cara lateral del basiesfenoides. Bien desarrollado, el receso timpánico lateral puede estar subdividido por un septo en dos cámaras principales que a su vez están subdivididas en cámaras menores (e.g. *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), *Abelisaurus* (MPCA 11.098), *Carnotaurus* (MACN-CH 894), *Syntarsus* (Raath, 1977) y *Troodon* (TMP 82.19.23)) (Fig. 4.15B). En otros terópodos, el receso puede estar sumamente reducido a una fenestra o foramen (a través del cual pasa la carótida interna) que comunica internamente con una cavidad neumática importante (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVH 411, *Sinraptor* (IVPP 10600), *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01), *Tyrannosaurus* (LACM 150167) y probablemente en el resto de los tiranosáuridos) (Fig. 4.15A). Finalmente, en otros el receso puede no desarrollarse (e.g. *Dromaeosaurus albertensis* (Rauhut, 2003)). Este receso neumático se encuentra presente en un amplio rango de arcosaurios (Currie y Zhao, 1993a), por lo que sería un carácter apomórfico en ese nivel taxonómico.

Codificación: Receso timpánico lateral: ausente o reducido a una fenestra/foramen (0); bien desarrollado, incluso subdividido en cámaras (1). (modificado de Rauhut, 2003, carácter 59 “*anterior tympanic recess*”).

96. **Eminencia medular, presencia:** Esta estructura fue descrita por primera vez en un dinosaurio por Huene (1908) para el prosaurópodo *Plateosaurus*, y se observa también en el endocráneo del prosaurópodo argentino *Adeopapposaurus* (PVSJ-568; Martínez, en prensa). En los terópodos, la eminencia medular está presente en *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073; Rauhut, 2004) (Fig. 3.22) y ha sido mencionada para *Syntarsus rhodensis* (Raath, 1977), *Eustreptospondylus* (Welles y Powell s/publ.), *Carcharodontosaurus idiguensis* (Brusatte y Sereno, 2007), *Bambiraptor* (Burnham, 2004), *Velociraptor* (Norell *et al.*, 2004), *Dromaeosaurus* y *?Stokesosaurus clevelandi* (Chure y Madsen, 1998, ejemplar UVP 2455), como también en algunas aves actuales (Elzanowski y Galton, 1991). En una fotografía del piso de la fosa medular de *Poekilopleuron? valesdunensis* (Allain, 2002, fig. 13B) se observa lo que parece ser una cresta longitudinal, que probablemente corresponda a la eminencia medular. Excepto por un ejemplar de *Allosaurus*, para el cual Chure y Madsen (1998) mencionan la presencia de un surco medial ventral en el molde endocraneano medular que indicaría la presencia de la eminencia medular para dicho taxón, aparentemente esta estructura no caracterizaría los neurocráneos de los terópodos de mayores dimensiones, estando ausente en *Tyrannosaurus* (LACM 150167), *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), *Abelisaurus* (MPCA 11.098), *Ilokelesia* (MCF-PVPH 35), el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 y *Sinraptor* (IVPP 10600), taxones de un largo corporal entre 7 y 13 metros, (Therrien y Henderson, 2007).

Codificación: Eminencia medular: presente (0); ausente (1).

97. **Dorsum sellae, borde dorsal:** En la mayoría de los terópodos estudiados, el *dorsum sellae* está conformado solo por el basiesfenoides. Sin embargo, se ha mencionado para algunos Coelophysoidea (e.g. *Syntarsus kayentakatae* (Tykoski, 1998)) que el borde dorsal del *dorsum sellae* está formado además por ambos proóticos, los cuales emiten una proyección medial que contacta su contraparte en la línea media. Esta situación fue descrita para algunos prosaurópodos (Gow, 1990), pero



no está presente en los terópodos más derivados (Neoceratosauria y Tetanurae), donde esta condición desaparece muy tempranamente en la evolución de los Theropoda.

Codificación: Participación del proótico en la formación del *dorsum sellae*: presente (0); ausente (1).

98. **Receso flocular, forma:** El receso flocular, cuya abertura puede variar en forma y tamaño relativos, se encuentra en todos los terópodos y solo es posible observarla en cavidades endocraneanas libres de relleno sedimentario o mediante el uso de tomografías computadas, por lo que es poco lo que se sabe de la distribución de este carácter entre los terópodos no avianos. Los terópodos no maniraptoreos poseen un receso flocular relativamente pequeño en relación a la cavidad endocraneana, el cual puede ser subcircular (e.g. *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), *Tyrannosaurus* (LACM 150167) y *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1)) o elongado, con una constricción intermedia que le otorga forma de ocho (e.g. tiranosáurido *Daspletosaurus* (TMP 2001.30.01) y el abelisáurido *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236)) (Fig. 3.101). *Troodon* (TMP 1.14.89), por su parte, posee un receso flocular relativamente grande, varias veces mayor que el foramen XII o el foramen metótico, situación similar a la que se observa en aves actuales (Baumel y Witmer, 1993) (Fig. 2.18B). Para los terópodos basales, se consideró pensar en una relación entre la forma elongada del receso con el tamaño y crecimiento del animal, pero la presencia de un receso subcircular en *Giganotosaurus* (adulto de grandes dimensiones) refutó esta idea.

Codificación: Receso flocular oval o en forma de ocho, similar en tamaño al foramen metótico (0); subcircular y varias veces el tamaño del foramen metótico (1).

99. **Foramen metótico:** La observación del foramen metótico en vista lateral del neurocráneo depende del tamaño relativo del mismo, como también del grado de desarrollo del borde ventral del proceso paraoccipital y la *crista tuberalis* (ver Capítulo 5). En la mayoría de los terópodos, la *crista tuberalis* está bien desarrollada, separando la cara lateral del neurocráneo de la cara posterior. El receso columelar (en la cara lateral del neurocráneo) queda separado por la *crista tuberalis* del foramen

metótico, que solo es visible en vista posterior del neurocráneo. En algunos terópodos, la *crista tuberalis* está pobremente desarrollada, tanto ventralmente como en profundidad, y el foramen metótico es visible parcial o totalmente en vista lateral a la vez que presenta un diámetro relativamente mayor (más de dos veces el tamaño del foramen XII). Este último caso es común en saurópodos, ornitisquios y prosaurópodos (e.g. *Adeopapposaurus* (PVSJ 610)), siendo poco común entre los terópodos (posiblemente en *Dromaeosaurus* (Currie, 1995a), y *Syntarsus kayentakatae* (Tikoski, 1998). Rauhut (2003) hace referencia a un carácter similar, pero definiéndolo a partir de la salida de los nervios craneanos IX y XI a través del foramen yugular lateralmente o a través de un foramen lateral al foramen craneano XII y el cóndilo occipital posteriormente (equivalente al foramen metótico en este análisis).

Codificación: Foramen metótico: relativamente grande, visible parcialmente en vista lateral del neurocráneo (0); pequeño, visible solo en vista occipital (1).

**100. Foramen craneano IV, ubicación en relación al foramen craneano II:** Los forámenes craneanos III y IV suelen ubicarse cercanos entre sí, y si bien generalmente el foramen localizado más dorsalmente corresponde al IV, el criterio para identificarlo es que se encuentre en el límite orbitoesfenoides-lateroesfenoides y que presente menor diámetro que el foramen craneano III. La posición del foramen del nervio IV con respecto al foramen craneano II varía en los diversos taxones, pudiendo encontrarse el primero al mismo nivel que el segundo (e.g. ejemplar MCF-PVPH 411) (Fig. 4.19A), por delante (e.g. *Sinraptor* (IVPP 10600)), o por detrás (e.g. *Giganotosaurus* (MUCPV-CH1) y *Carnotaurus* (MACN-CH 894)) (Fig. 4.19B).

Codificación: Foramen del nervio craneano IV se localiza al mismo nivel (lateral) o por delante del foramen craneano II (0); por detrás (1).

**101. Nervio craneano II:** Los márgenes del foramen craneano II están formados íntegramente por el orbitoesfenoides (Currie, 1997a). En algunos neurocráneos, los forámenes derecho e izquierdo confluyen sobre la línea media en una única abertura, elongada transversalmente y en forma de ocho (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, *Sinraptor* (IVPP 10600), y tiranosáuridos) (Fig. 4.20C). En los abelisáuridos (e.g.

*Carnotaurus*) y en los carcharodontosáuridos (probablemente también en *Ceratosaurus* (calco de MWC 1)), los forámenes derecho e izquierdo están separados, si bien esto podría ser el mero resultado de la presencia de un septo interorbitario osificado entre los mismos (Fig. 4.15B). Una excepción parece darse en *Acrocanthosaurus* (Stovall y Langston, 1950; Welles y Langston, sin publ.), donde los forámenes están separados, pero no hay un septo interorbitario osificado.

Codificación: Foramen craneano II: un único foramen para las ramas derecha e izquierda o paredes anteriores del neurocráneo no osificadas (0); forámenes derecho e izquierdo separados por un tabique óseo (1).

**102. Foramen craneano III, ubicación con respecto al foramen del nervio craneano II:** En algunos neurocráneos, el foramen craneano III se localiza lateralmente al foramen II (e.g. *Sinraptor* (IVPP 10600), *Allosaurus* (UUV 5961), y tiranosáuridos) (Fig. 4.20C), mientras que en otros se localiza por detrás del foramen II (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, *Carnotaurus* (MACN-CH 894) y *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1)) (Fig. 4.19).

Codificación: Foramen craneano III se localiza: lateralmente (0); posteriormente (1) al foramen craneano II.

**103. Nervio craneano V, ubicación en relación a la cresta nugal:** En vista lateral del neurocráneo, la ubicación del foramen craneano V (o en su defecto del foramen maxilomandibular ( $V_{2,3}$ ) cuando la rama oftálmica está separada), con respecto a la cresta nugal, varía en los diversos taxones. Este carácter fue determinado y utilizado por Coria y Currie (2002a) en su análisis filogenético de los carcharodontosáuridos. En algunos terópodos, el foramen  $V/V_{2,3}$  se localiza anteriormente a la cresta nugal (e.g. *Abelisaurus* (MPCA 11.098), *Tyrannosaurus* (LACM 150167), *Troodon* (TMP 82.19.23) y *Allosaurus* (UUV 5169)) (Fig. 4.15B), mientras que en otros terópodos, el foramen craneano V se localiza alineado con la cresta nugal (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, *Sinraptor* (IVPP 10600) y tiranosáuridos) (Fig. 4.15A). En los carcharodontosáuridos (e.g. *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1)), el foramen craneano V se localiza por detrás de la cresta nugal.

Codificación: Foramen craneano V/ V<sub>2,3</sub>: se localiza por delante (0); al mismo nivel (1); por detrás (2) de la cresta nugal (modificado de Coria y Currie, 2002a).

104. **Nervio Trigémico, forámenes:** El nervio Trigémico puede presentar una única abertura (V) para todas sus ramas (e.g. *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1, Fig. 3.56) y *Ceratosaurus* (Sanders y Smith, 2005)), o bien la rama oftálmica (V<sub>1</sub>) puede presentar una abertura independiente del foramen maxilomandibular (V<sub>2,3</sub>) (e.g. celurosaurio indet. MCF-VPH 411 (Fig. 3.47), abelisáuridos, tiranosáuridos o troodontidos). En *Sinraptor* (IVPP 10600; Currie y Zhao 1993b), *Poekilopleuron?* (MNHN 1998-3) y *Eustreptospondylus* (Allain, 2002), se observa un estadio intermedio en el cual hay una única abertura que presenta una constricción anterior, interpretada como una incipiente separación de la rama oftálmica (Currie y Zhao, 1993b). En algunos análisis filogenéticos (Allain, 2002; Currie y Carpenter, 2000) estos estados de carácter se trataron de forma ordenada, no así en el presente estudio.

Codificación: Nervio Trigémico, separación de la rama oftálmica: ausente (0); separación incipiente (1); presente (2). (Currie y Carpenter, 2000, carácter 28).

105. **Nervio craneano VI, relación con la fosa pituitaria:** El par de nervios craneanos VI atraviesa el piso de la cavidad endocraneana (basiesfenoides) para salir al exterior del basicráneo a) atravesando la fosa pituitaria o b) lateralmente a esta. En el primer caso, no se observa el foramen de salida para el nervio craneano VI sobre la cara lateral del basiesfenoides ya que este atraviesa la pared posterior de la fosa pituitaria, y la abandona anteriormente a través de la menestra pituitaria anterior (si la pared anterior de la fosa está osificada) (e.g. *Syntarsus* (Raath, 1977), carcharodontosáuridos, abelisáuridos, *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073) y al menos en los tiranosáuridos *Tyrannosaurus* (LACM 150167) y *Daspletosaurus* (TMP 2001. 36.01)) (Fig. 4.15B). Cuando el nervio VI no penetra la fosa pituitaria, atraviesa el basiesfenoides lateralmente a la misma y sale al exterior a través de un foramen localizado sobre la cara lateral del basicráneo (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, *Sinraptor* (IVPP 10600), *Acrocanthosaurus* (Sanders y Smith, 2005) y *Troodon* (TMP86.36.457)) (Fig. 4.15A).

Codificación: Nervio craneano VI atraviesa la fosa pituitaria (0); no atraviesa la fosa y abre en la pared lateral del basicráneo (1).

**106. Ubicación del foramen craneano VII, en relación al foramen craneano V (o V<sub>2,3</sub>):** El foramen VII es de menor diámetro que el foramen V, y se ubica posterior (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, Fig. 3.47) o posteroventralmente (e.g. *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073, Fig. 3.23), *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1, Fig. 3.56), *Sinraptor* (IVPP 10600) y probablemente los abelisáuridos) a este último. En los tiranosáuridos *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01) y *Tyrannosaurus* (LACM 150167), los forámenes craneanos V<sub>2,3</sub> y VII, abren en el interior de un receso profundo, siendo la abertura de éste receso la que se observa en una vista lateral del neurocráneo (Fig. 5.7A). Si bien en el interior del receso ambos forámenes se ubican de forma similar que en el resto de los terópodos (el foramen VII posteroventralmente al V y de menor diámetro que este), la presencia de este receso se considera como otro estado (apomórfico para los tiranosáuridos) del carácter.

Codificación: Foramen craneano VII ubicado posteroventralmente al foramen craneano V (0); posteriormente (1); ambos forámenes abren en un receso (2).

**107. Nervio craneano VII, forma:** En la mayoría de los terópodos estudiados, el foramen craneano VII es de forma circular (e.g. *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1, Fig. 3.66), *Abelisaurus* (MPCA 11.098), *Sinraptor* (IVPP 10600), *Allosaurus* (UUV 5961), tiranosáuridos (e.g. LACM 150167) y *Troodon* (TMP 82.19.23)), mientras que en otros terópodos, el foramen VII es alargado, a veces en forma de ocho debido a una constricción que separa las ramas palatina y hiomandibular del nervio Facial (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 (Fig. 3.48), *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073, Fig. 3.25), *Dilophosaurus* (Welles, 1984) e *Irritator* (Sues *et al.*, 2002)).

Codificación: Foramen del nervio craneano VII alargado o en forma de ocho (0); circular (1) (modificado de Smith *et al.*, 2007a, carácter 110).

**108. Nervio craneano XII, número de aberturas:** En los terópodos, las ramas del nervio XII atraviesan el exoccipital a través de un número variado de forámenes. Un

único foramen se observa en *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), *Sinraptor* (IVPP 10600), *Carnotaurus* (MACN-CH 894), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), mientras que dos forámenes se observan en el exoccipital del celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, *Abelisaurus* (MPCA 3.80), *Gorgosaurus* (MUR 557), *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01), *Tyrannosaurus* (LACM 150167), *Nanotyrannus* (calco de CMPH 7541), *Dromaeosaurus* (calco de AMNH 5356) y *Struthiomimus* (TMP 90.26.01). Un número mayor de forámenes se observa en *Troodon* (TMP 1.14.89; TMP 93.137.1, TMP 86.36.457), que presenta hasta tres forámenes para las ramas del nervio craneano XII (Fig. 2.18A,D).

Codificación: Nervio craneano XII: dos forámenes externos en el exoccipital (0); un solo foramen (1), tres forámenes (2).

**109. Nervio craneano XII y foramen metótico, aberturas:** En algunos terópodos, el o los forámenes craneanos XII y el foramen metótico pueden abrir directamente sobre la superficie del exoccipital (y parte del opistótico?), lateralmente al cuello del cóndilo occipital (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 (Fig. 3.35), *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1, Fig. 3.60), *Sinraptor* (IVPP 10600), *Troodon* (TMP 1.14.89, Fig. 2.18A,D)). En otros terópodos, estos forámenes abren en el interior de una pequeña depresión, poco profundo (e.g. *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), *Abelisaurus* (MPCA 11.098), *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236, Fig. 3.98B), *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01), *Tyrannosaurus* (LACM 150167) o *Allosaurus* (UUVP 5961)). El receso en el que pueden abrir los forámenes XII y foramen metótico, no corresponde al receso paracondilar, que en caso de estar presente, se desarrolla ventralmente al primero (e.g. *Piatnitzkysaurus*) (Fig. 3.21).

Codificación: Foramen/forámenes del nervio craneano XII y foramen metótico abren en la superficie del exoccipital (0); abren en un receso bien marcado y lateral al cóndilo (1) (modificado de Norell *et al.*, 2001, carácter 15; Hwang *et al.*, 2004, carácter 19).

**110. Canal óseo para las ramas maxilar y mandibular del nervio craneano VII:**

En algunos casos, las ramas del nervio Facial, pueden dejar impresiones en forma de surcos a ambos lados del foramen VII.

Codificación: Surco marcado sobre el proótico para las ramas maxilar e hiomandibular del nervio craneano VII: ausente (0); presente (1) (modificado de Norell *et al.*, 2000, carácter 4).

**111. Foramen del nervio craneano V, ubicación en relación al proceso basipterigoideo:**

La ubicación relativa entre el foramen craneano V y el proceso basipterigoideo refleja las variaciones en la proyección del proceso, ya que la ubicación del foramen V en el neurocráneo es más conservativa (Currie, 1997a). En los casos en los que la rama oftálmica ( $V_1$ ) del nervio Trigémico está separada, se toma en cuenta la ubicación del foramen maxilomandibular ( $V_{2,3}$ ). En algunos terópodos, la línea vertical imaginaria que pasa por el foramen craneano V, está alineada con el proceso basipterigoideo o levemente por detrás de este (e.g. *Syntarsus* (Raath, 1977), *Dilophosaurus* (Welles, 1984), *Poekilopleuron? valesdunensis* (Allain, 2002), abelisáuridos, *Ceratosaurus* (MWC 1), *Troodon* (TMP 82.19.23), *Velociraptor* (Norell *et al.*, 2004)) (Fig. 4.15B), mientras que en otros la línea pasa por detrás del proceso basipterigoideo y mucho más cerca del tubérculo basal (e.g. *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), *Piveteausaurus* (Taquet y Welles, 1977), *Irritator* (Sues *et al.*, 2002), *Allosaurus* (UUVP 5961), *Acrocanthosaurus* (Stovall y Langston, 1950), celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 y tiranosáuridos) (Fig. 4.15A). En carcharodontosáuridos (e.g. MUCPV-CH 1) y en *Sinraptor* (IVPP 10600), la línea imaginaria que pasa por el foramen craneano V, pasa por delante del proceso basipterigoideo, pero en estos casos hay que tener en cuenta que el proceso basipterigoideo está fuertemente proyectado hacia atrás.

Codificación: Línea imaginaria vertical que pasa por el foramen craneano V: pasa por el proceso basipterigoideo o levemente por detrás de éste (0), más cerca del tubérculo basal que del proceso basipterigoideo (1), por delante del proceso basipterigoideo (2).

112. **Foramen de la vena cerebral medial:** En algunos terópodos (e.g. *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1, Fig. 3.56), *Troodon* (Currie, 1985, TMP 82.19.23), *Carnotaurus* (MACN-CH 894), *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007)), la vena cerebral medial abandona la cavidad endocraneana a través de un foramen localizado en la cara lateral del neurocráneo, sobre el lateroesfenoides, cerca del contacto con el frontal. Rauhut (2003), señala además la presencia de este foramen en *Dilophosaurus*, *Allosaurus*, oviraptorosaurios y en *Dromaeosaurus*, aunque en este último el foramen se localiza sobre contacto lateroesfenoides-proótico. En los terópodos donde no se observa este foramen, la vena cerebral medial presumiblemente abandona el endocráneo a través del foramen del nervio Trigémico (V) (Rauhut, 2003) (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 y en tiranosáuridos).

Codificación: Foramen para la vena cerebral medial sobre el lateroesfenoides: presente (0); ausente (1) (modificado de Rauhut, 2003, carácter 61).

113. **Foramen craneano II, ubicación con respecto al proceso postorbital del lateroesfenoides:** El proceso postorbital del lateroesfenoides se proyecta lateralmente desde la pared del neurocráneo. El borde anterior de este proceso, varía en los diversos terópodos, con respecto al foramen craneano II. En la mayoría de los terópodos estudiados, el borde anterior del proceso se localiza al mismo nivel o por detrás del foramen II (e.g. abelisáuridos, celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, tiranosáuridos) (Fig. 4.19A), mientras que se localiza por delante del foramen en carcharodontosáuridos (e.g. *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), *Carcharodontosaurus saharicus* (SGM-Din 1) y *C. iguidensis* (Brusatte y Sereno, 2007)) y en *Sinraptor* (IVPP 10600) (Fig. 4.19B).

Codificación: Borde anterior del proceso postorbital del lateroesfenoides: al mismo nivel o por detrás del foramen craneano II (0); por delante (1).



#### 4.4. Análisis filogenético

Con el objetivo de evaluar la información filogenética del neurocráneo en el contexto de la evolución de los Theropoda, se realizó un análisis filogenético dentro de los postulados de la metodología cladística (Goloboff, 1998) de la información anatómica neurocraneana obtenida de 27 ejemplares de Theropoda (26 terópodos no avianos y 1 ave actual). El estudio pone principal énfasis en el análisis de las relaciones filogenéticas de los taxones registrados en la Argentina *Herrerasaurus ischigualastensis*, *Zupaysaurus rougieri*, *Piatnitzkysaurus floresi*, *Giganotosaurus carolinii*, *Abelisaurus comahuensis*, *Aucasaurus garridoi*, *Carniotaurus sastrei* y el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411. La muestra taxonómica total, si bien no es estadísticamente significativa (el criterio de muestreo taxonómico está sesgado por la disponibilidad de neurocráneos preservados (ver Capítulo 1, sección 1.1)), es sin embargo, representativa de un amplio rango temporal y evolutivo del grupo bajo estudio.

Con el objetivo de determinar la incidencia de los caracteres neurocraneanos en los análisis filogenéticos, los resultados de este estudio fueron comparados con dos hipótesis filogenéticas previas (Rauhut, 2003; Smith *et al.*, 2007a). Estos análisis fueron escogidos porque comprenden un amplio rango temporal y taxonómico de los Theropoda, a la vez que presentan el mayor número de taxones en común con los estudiados en esta Tesis. Presentan a su vez el mayor número de datos neurocraneanos utilizado hasta la fecha para determinar filogenias en dinosaurios terópodos, si bien en ninguno de estos casos, dichos caracteres superan el 10% del total de los caracteres analizados, que son principalmente postcraneanos (tabla 4.2).

Tabla 4.2. Discriminación de caracteres utilizados en análisis filogenéticos previos.

	Número de caracteres de la matriz		% neurocraneanos
	postcraneanos	Craneanos	
<b>Rauhut, 2003</b>	224	<b>88 (19)</b>	8,5%
<b>Smith <i>et al</i> 2007a</b>	347	<b>141 (34)</b>	9,8%

( ) Número de caracteres estrictamente neurocraneanos del total de craneanos.

Los dos taxones seleccionados como grupo externo, representan taxones con relativamente baja variabilidad interna, que cumplen además con la condición de preservar neurocráneos completos o parciales, desarticulados del resto de los elementos craneanos, en los que pueden observarse todos los caracteres. Con esta precaución, se escogieron dos prosaurópodos: *Adeopapposaurus mognai* Martínez, en prensa, del Triásico Superior de San Juan, Argentina y *Plateosaurus* Meyer 1837, del Triásico Superior de Alemania (Galton, 1985). La inclusión de *Plateosaurus* sp. fue necesaria debido a la presencia de datos perdidos (*missing data*) en el prosaurópodo argentino. En el proyecto original, estaba prevista la utilización de otro taxón argentino, *Riojasaurus* Bonaparte 1969 del Triásico Superior de San Juan. Pero la preservación del material, sumado a que el neurocráneo se encuentra articulado con el resto de los elementos craneanos, impide la observación de la mayoría de los caracteres neurocraneanos.

Los 29 taxones utilizados en este análisis filogenético (2 prosaurópodos, 26 terópodos no avianos y un ave actual) están listados en la tabla 4.3 (los materiales referidos se listan en la tablas 2.1 y 2.2 del Capítulo 2).

#### 4.4.1. Matriz

La construcción de la matriz de caracteres neurocraneanos se realizó a partir del estudio de los 29 taxones listados en la tabla 4.3. La distribución de los 113 caracteres neurocraneanos en los taxones estudiados se puede observar en dicha matriz (pág. 404). En la matriz, el estado cero (0) indica la morfología observada en el grupo externo, y los estados uno-cuatro (1, 2, 3, 4) la morfología observada en el grupo interno. El signo de pregunta (?) indica datos perdidos (*missing data*) y el guión (-) indica no aplicable.

De los 113 caracteres, 76 fueron codificados como binarios y 37 como multiestado (36 de tres estados y solo 1 de cuatro estados). Los caracteres multiestados se aplican generalmente a caracteres discretos, con pocas excepciones (e.g. carácter número 32), y no están ordenados.

Tabla 4.3. Listado de los 29 taxones utilizados en el análisis filogenético.

<b>Taxón</b>	<b>Autor</b>
<i>Adeopapposaurus</i> sp.	Martínez, en prensa
<i>Plateosaurus</i> sp.*	Meyer, 1837
<i>Abelisaurus comahuensis</i> ■	Bonaparte y Novas, 1985
<i>Aucasaurus garridoi</i>	Coria, Chiappe y Dingus, 2002
<i>Carnotaurus sastrei</i>	Bonaparte, 1985
Coelurosauria indet.	MCF-PVPH 411
<i>Giganotosaurus carolinii</i> ■	Coria y Salgado, 1995
<i>Herrerasaurus ischigualastensis</i> ■	Reig, 1963
<i>Piatnitzkysaurus floresi</i>	Bonaparte, 1979
<i>Zupaysaurus rougieri</i>	Arcucci y Coria, 2003
<i>Acrocanthosaurus atokensis</i> .*♦■	Stovall y Langston, 1950
<i>Albertosaurus</i> sp. ■	Osborn, 1905
<i>Allosaurus fragilis</i> *♦	Marsh, 1877
<i>Carcharodontosaurus</i> *♦■	Stromer, 1931
<i>Ceratosaurus nasicornis</i> *♦	Marsh, 1884
<i>Daspletosaurus</i> sp.	Rusell, 1970
<i>Dilophosaurus wetherilli</i> *	Welles, 1970
<i>Ekrixinatosaurus novasi</i>	Calvo, Rubilar-Rogers y Moreno, 2004
<i>Gorgosaurus</i> sp.	Lambe, 1914
<i>Irritator challengerii</i> *	Martill, Cruickshand, Frey, Small y Clarke, 1996
<i>Piveteausaurus divensis</i> *	Taquet y Welles, 1977
<i>Poekilopleuron? valesdunensis</i> *	Allain, 2002
<i>Sinraptor dongi</i> ■	Currie y Zhao, 1993
<i>Troodon</i> sp. ■	Leidy, 1856
<i>Tyrannosaurus rex</i> .	Osborn, 1905
<i>Syntarsus</i> sp.*	Raath, 1969
<i>Rhea americana</i>	Lineo, 1758

\*♦■ Fuentes de información adicional: \*bibliografía (ver tabla 4.1); ♦ fotografía; ■ tomografía

De los 113 caracteres neurocraneanos utilizados en el análisis filogenético, 56 caracteres fueron tomados de diversos análisis previos (ver sección 4.3.2), de los cuales 37 caracteres fueron modificados para poder ser utilizados en el contexto de este estudio. En esta Tesis, 57 nuevos caracteres fueron propuestos para el análisis filogenético (ver en este Capítulo, sección 4.3.2), de los cuales 29 caracteres (26% del total) corresponden al techo craneano, 33 caracteres (29% del total) corresponden solo al basicráneo y 14 caracteres (12% del total) corresponden únicamente a los forámenes vasculonerviosos del neurocráneo.

Como generalmente ocurre en las matrices paleontológicas, hay abundantes entradas faltantes, tratándose en la mayoría de los casos, del material más fragmentario o en este caso, también de neurocráneos articulados con el resto de los elementos del cráneo, que impiden su completa observación. El mayor porcentaje de entradas faltantes de la matriz de caracteres neurocraneanos se observa para *Zupaysaurus rougieri* y para *Aucasaurus garridoi* (tabla 4.4), debido en parte a la falta de preparación del material y por tratarse de un cráneo articulado en el primero y de un neurocráneo muy fragmentario en el segundo. El mayor porcentaje de entradas faltantes en taxones estudiados a partir de la bibliografía se observa en *Dilophosaurus wetherilli* (Welles, 1984), debido a que la descripción de los elementos neurocraneanos es limitada y no todas las caras del neurocráneo fueron ilustradas. Las entradas faltantes pueden producir la inestabilidad de algunos taxones, generando un mayor número de árboles más parsimoniosos (Wilkinson, 1995). Los taxones mencionados arriba, se incluyen sin embargo en el análisis, ya que al alto número de entradas faltantes no debería ser utilizado para justificar la exclusión de los mismos (Wienz, 2003), debido a que de la información contenida en dichos taxones podría depender la interpretación de la filogenia resultante (Wilkinson, 1995; Wilkinson y Benton, 1996). Como podrá verse más adelante, la exclusión de ninguno de estos taxones en la generación de consensos reducidos mejoró el consenso estricto. El porcentaje de datos faltantes en la matriz de caracteres neurocraneanos se refleja en la siguiente tabla:

Tabla 4.4. Número de entradas faltantes para cada taxón de la matriz

<b>Taxón</b>	<b>Nº de entradas faltantes</b>	<b>% de entradas faltantes</b>
<i>Adeopapposarus</i>	7	6,2
<i>Plateosaurus</i>	8	7
<i>Abelisaurus</i>	9	8
<i>Acrocanthosaurus</i>	15	13,3
<i>Albertosaurus</i>	12	10,6
<i>Allosaurus</i>	6	5,3
<i>Aucasaurus</i>	70	62
<i>Carcharodontosaurus</i>	22	19,5
<i>Carnotaurus</i>	6	5,3
<i>Ceratosaurus</i>	18	16
<i>Daspletosaurus</i>	2	1,8
<i>Dilophosaurus</i>	49	43,7
<i>Ekrixinatosaurus</i>	46	40,7
<i>Giganotosaurus</i>	5	4,4
<i>Gorgosaurus</i>	6	5,3
<i>Herrerasaurus</i>	24	21,2
<i>Irritator</i>	38	33,6
<i>Majungasaurus</i>	8	7
MCF-PVPH 411	0	0
<i>Piatnitzkysaurus</i>	34	30
<i>Piveteausaurus</i>	18	16
<i>Poekilopleuron?</i>	23	20,4
<i>Sinraptor</i>	3	2,6
<i>Syntarsus</i>	10	8,9
<i>Troodon</i>	11	9,7
<i>Tyrannosaurus</i>	3	2,6
<i>Velociraptor</i>	30	26,5
<i>Zupaysaurus</i>	70	62
<i>Rhea</i>	2	1,8
<b>Total</b>	<b>555*</b>	<b>16,9%</b>

\* sobre un total de 3277 escoraciones

#### 4.4.2. Búsqueda del árbol más parsimonioso

La matriz fue analizada con el programa T.N.T versión 1.0 (*Tree Analysis using new technology*) (Goloboff *et al.*, 2003). Se realizó una búsqueda tradicional (*Traditional search*) de árboles de wagner, que implica una búsqueda heurística con 1000 replicaciones, usando secuencias al azar y guardando 10 árboles por replicación, seguidas de TBR (*tree bisection reconnection*) como método de permutación de ramas, y colapsando las ramas con valor igual a 0. El análisis cladístico de la matriz de caracteres neurocraneos dio como resultado dos árboles

más parsimoniosos de 447 pasos, con un índice de consistencia (IC) igual a 0,333 y un índice de retención (RC) igual a 0,598. Los índices fueron calculados con el *script* STATS.RUN del programa T.N.T. (Goloboff *et al.*, 2003) (Fig. 4.22).

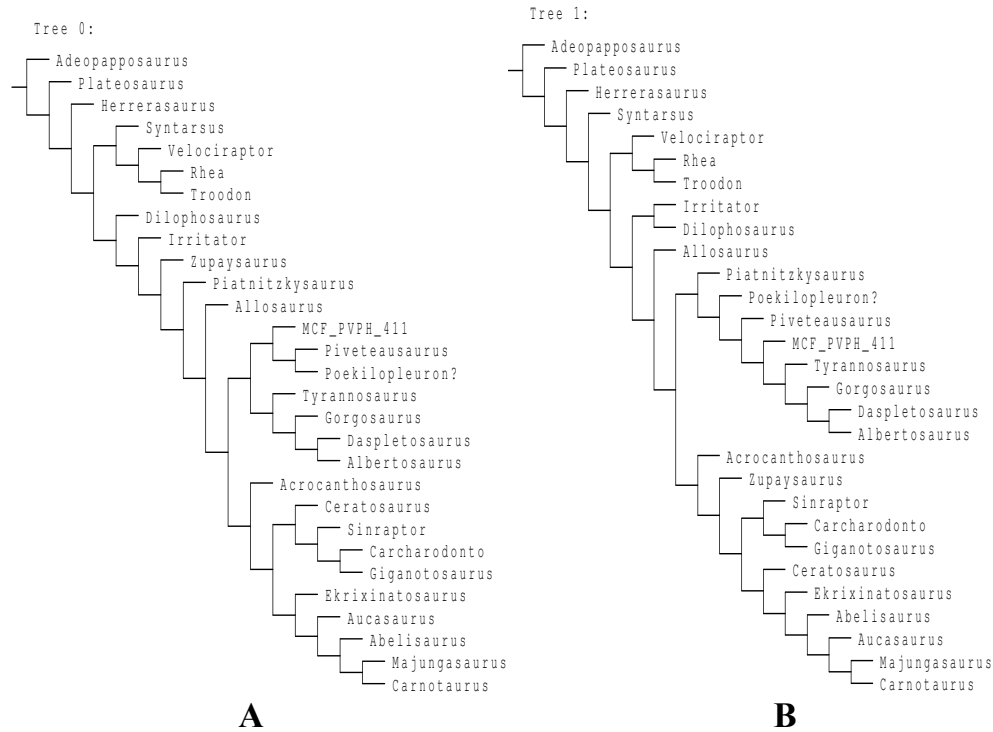


Fig. 4.22. Árboles más parsimoniosos, 1 (A) y 2 (B), obtenidos del análisis de la matriz de caracteres neurocraneanos.

El consenso estricto de los dos árboles más parsimoniosos muestra un árbol donde se ven representados los grupos que, en su optimización, no presentan ambigüedad. En este caso, se generaron politomías entre varios taxones en 6 nodos (Fig. 4.23). La opción *pruned trees* del programa T.N.T permite identificar los taxones que están generando las politomías, explorando los efectos de la exclusión de los mismos mediante la poda de los árboles en memoria. Esta poda no tiene efectos sobre la topología del resto de los taxones (Wilkinson, 1996). El resultado de la aplicación de este análisis, fue que la exclusión de ninguno de los taxones menos informativos mejoraba la topología del consenso estricto (no se resolvió ninguna politomía en el consenso), por lo que la descripción del árbol fue realizada

sobre este (Fig. 4.25). La variación en la posición de los taxones en los árboles 1 y 2 serán discutidas más adelante (presente Capítulo, sección 4.4.4)

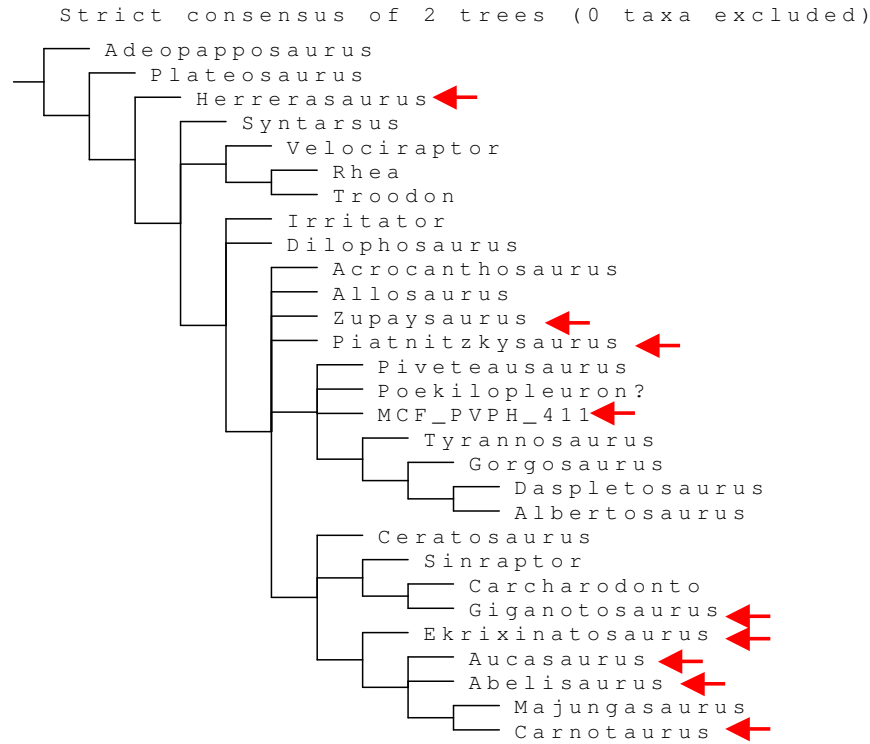


Fig. 4.23 Consenso estricto de los dos árboles obtenidos del análisis cladístico de la matriz de caracteres neurocraneanos. Las flechas señalan la posición de los taxones registrados en la Argentina.

Los valores de soporte de *Bremer* (*Bremer support*) para el consenso estricto se calcularon con el *script* BREMER.RUN del programa T.N.T (Goloboff *et al.*, 2003), buscando hasta 3000 árboles subóptimos (de un paso más largo) y adicionando uno a la vez. Los valores arrojados de soporte de *Bremer* son bajos para muchos de los nodos (valor igual a 1), si bien hay que tener en cuenta que para matrices paleontológicas valores superiores a 4 son relativamente altos (Pol, com. pers.). Los nodos mejor soportados corresponden a los clados Theropoda (*Herrerasaurus* + Neotheropoda: valor igual a 6), Tyrannosauridae (*Tyrannosaurus* + (*Gorgosaurus* + (*Daspletosaurus* + *Albertosaurus*)): valor igual a 11) y Maniraptora (*Velociraptor* + (*Troodon* + *Rhea*), Abelisauridae (*Ekrixinatosaurus* + (*Aucasaurus* + *Abelisaurus* + (*Carnotaurus* + *Majungasaurus*)) y el nodo que relaciona a *Sinraptor* + Carcharodontosauridae (valor igual a 5) (Fig. 4.24A).

Para calcular los valores de soporte de las ramas de los árboles más parsimoniosos se utilizó la técnica de remuestreo *Bootstrap* incluida como opción de remuestreo del programa T.N.T. (Goloboff *et al.*, 2003), que da como resultado frecuencias GC por *default*. Si bien las frecuencias absolutas son el modo más generalizado de representar los valores de *Bootstrap*, las frecuencias GC son, sin embargo, más adecuadas (Goloboff, 2003), representando el % de réplicas en que se recupera el grupo X menos el % del grupo más frecuente que contradice al grupo X. Este resultado refleja mejor el soporte de un grupo determinado en relación al soporte de los grupos que lo contradicen (Pol, com. pers.). Para numerosos nodos, los valores de soporte de *Bootstrap* resultaron bajos o poco significativos (menores del 50%). Resultaron altos para los clados Theropoda (valor de 96), Tyrannosauridae (valor de 95) y Abelisauridae (valor de 57), y medianamente altos para Maniraptora (*Velociraptor* + *Troodon* + *Rhea*: valor de 54), *Sinraptor* + *Carcharodontosauridae* (valor de 38) y Neotheropoda (valor de 22) (Fig. 4.24B).

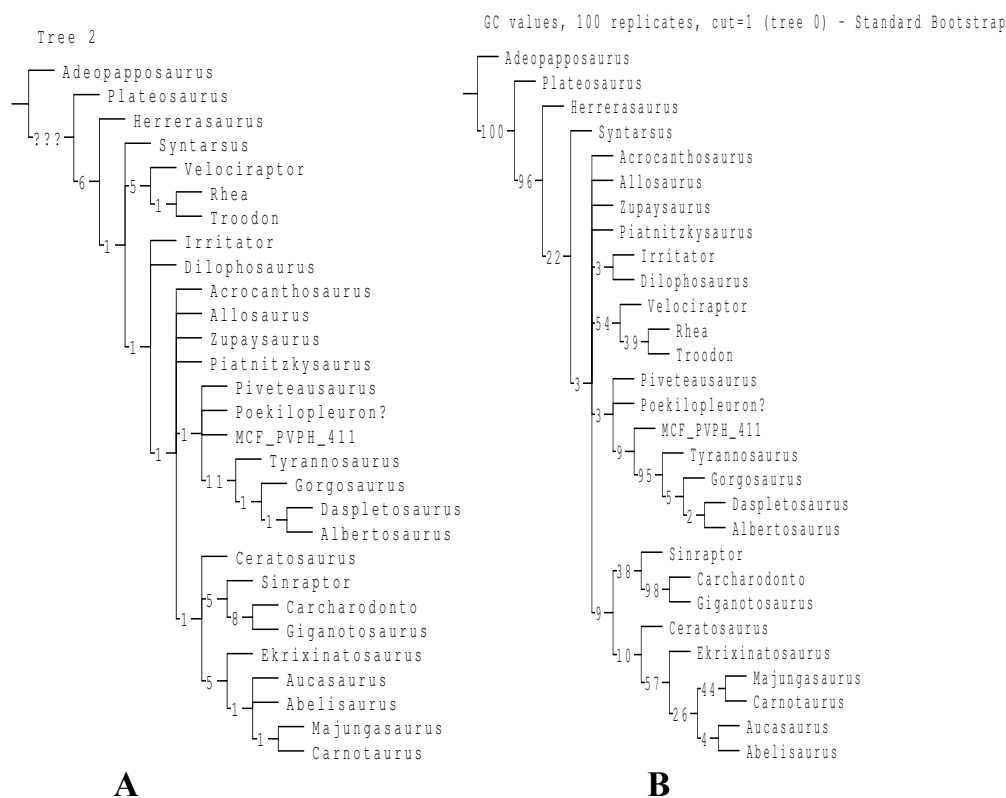
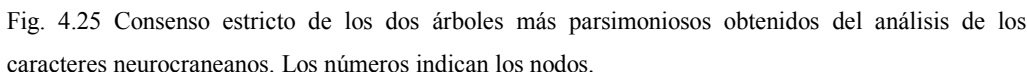


Fig. 4.24. Valores de soporte de *Bremer* (A) y *Bootstrap* (B) arrojados para el análisis de la matriz de caracteres neurocraneanos.



La descripción del árbol filogenético (cladograma) más parsimonioso resultante del análisis de la matriz de 113 caracteres neurocraneanos y 29 taxones, fue realizada sobre el consenso estricto de los dos árboles más parsimoniosos obtenidos. Los nodos del consenso estricto están indicados en la Figura 4.25. Las sinapomorfías listadas son aquellas que están presentes en los dos árboles más parsimoniosos y que fueron buscadas para todos los nodos que aparecen en el consenso estricto, utilizando la opción *list common synapomorphies* del programa T.N.T (Goloboff *et al.*, 2003). Las autapomorfías de los taxones terminales no se mencionan a continuación, sino que se enumeran en el Capítulo 5, (sección 5.3).



► **Nodo 30:** Sin nombre

Todos los árboles: Sin sinapomorfias

➤ **Nodo 31: Theropoda** Marsh, 1881

Taxones incluidos: *Herrerasaurus* + **Neotheropoda**

Todos los árboles:

Carácter 10 (0→2): En el parietal, márgenes mediales de ambas fosas supratemporales paralelos pero separados por una barra sagital ancha y plana. Carácter 22 (0→1): Fosas supratemporales separadas por una barra sagital de bordes paralelos y ancho variable; Carácter 76 (0→1): Expansión dorsal del supraoccipital por encima del foramen magno entre una y dos veces la altura del foramen magno.

Algunos árboles:

Carácter 18 (0→01): Frontales se angostan anteriormente en dos cuñas que se proyectan por delante del contacto interfrontal, sutura frontonasal en forma de W. Reversión al estado plesiomórfico para *Allosaurus*, *Acrocanthosaurus* y *Velociraptor*. Carácter 62 (0→1): *Crista tuberalis* bien desarrollada y proyectada posterolateralmente, impidiendo la observación del foramen metótico en vista lateral. Carácter 99 (0→1): Foramen metótico pequeño, visible solo en vista occipital. Reversión al estado plesiomórfico para *Syntarsus* e *Irritator*.

➤ **Nodo 32:** Sin nombre

Taxones incluidos: *Pivetausaurus* + *Poekilopleuron* + celurosaurio indet.  
**MCF-PVPH 411 + Tyrannosauridae**

Todos los árboles:

Carácter 26 (0→1): Fosa supratemporal afecta 50% o más de la longitud del frontal por detrás del contacto con el prefrontal. Carácter 27 (0→1): Proceso postorbital del frontal no desarrollado lateralmente en forma que diverge del borde orbital. Carácter 51 (0→1): Tubérculos basales divergentes desde el cóndilo.

Algunos árboles:

Carácter 25 (0→1): Longitud del frontal por delante de la fosa supratemporal igual o menor que la longitud del frontal afectada por la fosa. Reversión al estado plesiomórfico para *Poekilopleuron?* *valesdunensis*. Carácter 59 (0→1): Proceso paraoccipital expandido distalmente. No se conoce en *Pivetausaurus*. Carácter 95

(1→0): Receso timpánico lateral ausente o reducido a una fenestra/foramen. No se conoce en *Poekilopleuron*? Carácter 112 (0→1): Foramen para la vena cerebral medial sobre el lateroesfenoides ausente.

➤ **Nodo 33:** Sin nombre

Taxones incluidos: *Acrocanthosaurus* + *Allosaurus* + *Zupaysaurus* + *Piatnitzkysaurus* + **nodo 32** + **nodo 39**

Todos los árboles:

Carácter 28 (0→1): Parte postorbital del techo craneano tan alta o más que la región orbitaria.

Algunos árboles:

Carácter 3 (0→1): Sutura interparietal no visible, parietales fusionados. Reversión al estado plesiomórfico en el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, *Piveteausaurus*, *Poekilopleuron*? Carácter 32 (0→1): Desarrollo dorsoventral del basioccipital dos veces la altura del foramen magno. Carácter 70 (0→1): Cresta preótica bien desarrollada y expandida, formando una lámina que recubre parcial o totalmente la abertura de la carótida interna y /o el receso timpánico lateral si está desarrollado. Reversión al estado plesiomórfico en el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411. Carácter 74 (0→1): Participación del supraoccipital en el borde dorsal del foramen magno reducida a una proyección sobre la línea media. Carácter 77 (0→1): Prominencia supraoccipital en forma de lágrima con bordes laterales no paralelos, redondeados.

➤ **Nodo 34:** Sin nombre

Taxones incluidos: *Irritator* + *Dilophosaurus* + **nodo 33**

Todos los árboles:

Carácter 43 (0→1): Proceso basipterigoideo cilíndrico, en forma de dedo. Reversión al estado plesiomórfico en Abelisauridae, *Piatnitzkysaurus*, *Giganotosaurus*, *Sinraptor* y *Piveteausaurus*. Carácter 53 (0→1): Línea imaginaria vertical que pasa por el receso columelar alineada con el tubérculo basal. Reversión al estado plesiomórfico en Neoceratosauria, *Piveteausaurus* y *Poekilopleuron*?

Algunos árboles:

Carácter 40 (0→1): Distancia entre los procesos basipterigoideos menor o igual que entre los tubérculos basales. Reversión al estado plesiomórfico en el celurosauro indet. MCF-PVPH 411, *Abelisaurus*, *Albertosaurus*, *Daspletosaurus*, *Allosaurus* y *Acrocanthosaurus*. Carácter 50 (0→1): Distancia entre tubérculos basales igual o menor que el ancho del cóndilo. Reversión al estado plesiomórfico en *Poekilopleuron?*, celurosauro indet. MCF-PVPH 411, Neoceratosauria y Tyrannosauridae. Carácter 72 (0→1): Cresta otoesfenoidal conspicua bordeando al receso columelar presente. Reversión al estado plesiomórfico en el celurosauro indet. MCF-PVPH 411, *Abelisaurus*, Carcharodontosauridae, *Sinraptor*, *Ceratosaurus*, *Allosaurus* y *Acrocanthosaurus*. Carácter 91 (0→1): Receso basiesfenoidal o superficie ventral del basiesfenoides se observa en vista ventral y parcialmente en vista posterior. Reversión al estado plesiomórfico en *Piatnitzkysaurus*, *Poekilopleuron?*, *Piveteausaurus*, Neoceratosauria, *Acrocanthosaurus*. Carácter 108 (0→1): Un único foramen para el Nervio craneano XII. Reversión al estado plesiomórfico en el celurosauro indet. MCF-PVPH 411, *Poekilopleuron?*, *Allosaurus*, *Abelisaurus* y Tyrannosauridae.

➤ **Nodo 35: Neotheropoda** Bakker, 1986

Taxones incluidos: ***Syntarsus*** + **nodo 34** + **nodo 46**

Todos los árboles:

Carácter 4 (0→1): Cresta nugal vertical y transversal al eje axial. Reversión al estado plesiomórfico en el celurosauro indet. MCF-PVPH 411, *Piveteausaurus* y *Ceratosaurus*. Carácter 30 (0→1): Neumaticidad del neurocráneo intermedia (presencia de un receso neumático bien desarrollado en el basicráneo). Carácter 89 (0→1): Receso basiesfenoidal bien desarrollado.

Algunos árboles:

Carácter 51(0→1): Tubérculos basales divergentes desde el cóndilo. Reversión al estado plesiomórfico en *Piatnitzkysaurus*, *Sinraptor*, Neoceratosauria, *Allosaurus*, *Acrocanthosaurus* y *Troodon*.

➤ **Nodo 36:** Sin nombre

Taxones incluidos: *Majungasaurus* + *Carnotaurus*

Todos los árboles:

Carácter 9 (1→2): proceso posterodorsal del parietal presente y sumamente elevado sobre el resto del techo craneano. Carácter 15 (1→2): Frontales con ornamentación y desarrollo de estructuras en forma de cuerno.

Algunos árboles:

Carácter 72 (0→1): Cresta otoesfenoidal conspicua bordeando al receso columelar: presente. Reversión al estado plesiomórfico en *Carnotaurus*.

➤ **Nodo 37:** Sin nombre

Taxones incluidos: *Abelisaurus* + *Aucasaurus* + (*Majungasaurus* + *Carnotaurus*)

Todos los árboles:

Carácter 15 (0→1): Frontales con ornamentación. Carácter 25 (0→1): Longitud del frontal por delante de la fosa supratemporal igual o menor que la longitud del frontal afectada por la fosa.

Algunos árboles:

Carácter 59 (0→1): Proceso paraoccipital expandido distalmente. Se conoce solo en *Carnotaurus* y *Abelisaurus*. Carácter 84 (1→0): Sector dorsal de la región occipital del neurocráneo vertical.

➤ **Nodo 38:** *Abelosauridae* Bonaparte y Novas, 1985

Taxones incluidos: *Ekrixinatosaurus* + (*Abelisaurus* + *Aucasaurus* + (*Carnotaurus* + *Majungasaurus*))

Todos los árboles:

Carácter 11 (0→1): Largo del parietal mayor al 50% del largo del frontal. Carácter 27 (0→1): Proceso postorbital del frontal poco desarrollado lateralmente. Carácter 66

(1→0): Proceso postorbital del lateroesfenoides, no se desarrolla lateralmente sobrepasando el borde lateral del frontal. Carácter 85 (2→1): Elementos etmoidales osificados, longitud del tracto olfatorio 45-60% de la distancia foramen I-receso ótico externo.

Algunos árboles:

Carácter 12 (0→1): Longitud del frontal individual menos de dos veces o igual a su ancho transversal. Carácter 67 (1→0): Proceso postorbital del lateroesfenoides en forma de dedo, columnar. Carácter 81 (0→2): Proyección posteromedial del supraoccipital presente y proyectada alcanzando el nivel del cóndilo occipital.

➤ **Nodo 39:** Sin nombre

Taxones incluidos: *Ceratosaurus* + *Abelisauridae* + **nodo 40** (*Sinraptor* + *Carcharodontosauridae*)

Todos los árboles:

Carácter 8 (0→1): Parietal, proyección posteromedial que solapa el supraoccipital, presente. Carácter 75 (0→1): Supraoccipital, sobrepasa dorsalmente el nivel de la región interorbitaria del frontal.

Algunos árboles:

Carácter 73 (0→1): Septo interorbitario osificado. Reversión al estado plesiomórfico en *Sinraptor*. Carácter 79 (0→1): Largo de la prominencia supraoccipital en relación a la longitud del supraoccipital: más de un 60%. Carácter 84 (0→1): Sector dorsal de la región occipital del neurocráneo inclinada posteroventralmente. Reversión al estado plesiomórfico en *Ceratosaurus* y *Abelisauridae*. Carácter 106 (0→1): foramen craneano VII ubicado posteriormente al foramen craneano V. Reversión al estado plesiomórfico en *Sinraptor*. Carácter 111 (1→0): Línea imaginaria vertical que pasa por el foramen craneano V pasa por el proceso basipterigoideo o levemente por detrás de éste.

➤ **Nodo 40:** *Carcharodontosauridae* Stromer, 1931

Taxones incluidos: *Giganotosaurus* + *Carcharodontosaurus*.

Todos los árboles:

Carácter 4 (1→2): Cresta nugal transversal pero no vertical, inclinada hacia delante.  
 Carácter 27 (0→1): Proceso postorbital del frontal poco desarrollado lateralmente.  
 Carácter 61 (0→1): Borde dorsal del proceso paraoccipital, en contacto con la rama posterolateral del parietal, convexo. Carácter 65 (0→1): *crista tuberalis* robusta.  
 Carácter 66 (1→0): Proceso postorbital del lateroesfenoides, se desarrolla lateralmente sin sobrepasar el borde lateral del frontal. Carácter 74 (1→0): Participación del supraoccipital en el borde dorsal del foramen magno amplia.  
 Carácter 77 (2→1): Prominencia supraoccipital en forma de lágrima con bordes laterales no paralelos, redondeados. Carácter 85 (2→1): Elementos etmoidales osificados, longitud del tracto olfatorio 45-60% de la distancia foramen I-receso ótico externo. Carácter 103 (1→2): Foramen craneano V (o V<sub>2,3</sub>) se localiza por detrás de la cresta nugal.

Algunos árboles:

Carácter 12 (0→1): Longitud del frontal individual menos de dos veces o igual su ancho transversal.

➤ **Nodo 41:** Sin nombre

Taxones incluidos: *Sinraptor* + *Carcharodontosauridae*

Todos los árboles:

Carácter 23 (0→1): Borde anterior de la fosa supratemporal principalmente recto y transversal al eje axial. Carácter 37 (0→1): Ángulo entre el cóndilo occipital y el tubérculo basal menor a 45°. Carácter 38 (0→1): Tubérculos basales proyectados posteroventralmente. Carácter 90 (0→1): Superficie o cara ventral del basiesfenoides, orientada posteroventralmente. Carácter 91 (0→1): Receso basiesfenoidal o superficie ventral del basiesfenoides, solo se observa en vista ventral y parcialmente en vista posterior (1).

Algunos árboles:

Carácter 5 (1→0): Cresta nugal baja, no sobrepasa el nivel del techo craneano.  
 Carácter 80 (0→1): Ancho de la prominencia supraoccipital: mayor que el ancho del

foramen magno. Carácter 88 (0→1): Bolsillo paracondilar presente. Carácter 111 (0→2): Línea imaginaria vertical que pasa por el foramen craneano V pasa por delante del proceso basipterigoideo. Carácter 113 (0→1): Borde anterior del proceso postorbital del lateroesfenoides por delante del foramen del nervio craneano II.

➤ **Nodo 42:** Sin nombre

Taxones incluidos: *Gorgosaurus* + (*Daspletosaurus* + *Albertosaurus*)

Todos los árboles:

Carácter 71 (0→2): Cresta subótica separando los forámenes craneanos V y VII del receso columelar presente y claramente independiente de la cresta preótica. Carácter 86 (1→0): Cuello del cóndilo occipital macizo.

Algunos árboles:

Carácter 68 (0→1): Marca dejada por el epipterigoideo sobre la cara anteroventral del proceso postorbital del lateroesfenoides ausente. Carácter 87 (1→0): Bolsillo subcondilar ausente o reducido a un surco o foramen.

➤ **Nodo 43: Tyrannosauridae** Osborn, 1906

Taxones incluidos: *Tyrannosaurus* + **nodo 42** [*Gorgosaurus* + (*Daspletosaurus* + *Albertosaurus*)]

Todos los árboles:

Carácter 1 (0→1): Sutura frontoparietal no transversal, en forma de “V”. Carácter 19 (0→1): Frontal con una fosa cerebral profunda. Carácter 22 (1→2): Fosas supratemporales confluyen sobre los parietales, los que forman una cresta sagital. Carácter 30 (1→2): neumaticidad del neurocráneo extensa (presencia de numerosas cavidades neumáticas). Carácter 54 (0→1): Proceso paraoccipital con importantes cavidades neumáticas internas. Carácter 57 (0→1): Procesos paraoccipitales, profundidad: más de dos veces la altura del foramen magno. Carácter 76 (1→2): Expansión dorsal del supraoccipital por encima del foramen magno más de dos veces la altura del foramen magno. Carácter 79 (0→1): Largo de la prominencia



supraoccipital en relación a la longitud del supraoccipital: más de un 60%. Carácter 88 (0→1): Bolsillo paracondilar presente. Carácter 94 (0→1): Receso timpánico caudal: presente. Reversión al estado plesiomórfico para *Albertosaurus*.

Algunos árboles:

Carácter 3 (0→1): Sutura interparietal no visible, parietales fusionados. Carácter 5 (0→1): Cresta nuchal alta, sobrepasando el nivel del techo craneano. Carácter 6 (1→2): Cresta sagital presente. Carácter 18 (2→1): Frontales se angostan anteriormente en dos cuñas que se proyectan por delante del contacto interfrontal, sutura frontonasal en forma de W. Carácter 32 (1→2): Desarrollo dorsoventral del basioccipital tres o más veces la altura del foramen magno. Carácter 36 (0→1): Surco dorsal longitudinal sobre el cuello del cóndilo occipital, ausente. Carácter 48 (0→1): Proceso cultriforme desarrollado relativamente cerca del borde ventral o al mismo nivel que el proceso paraoccipital. Carácter 53 (01→2): Línea imaginaria vertical que pasa por el receso columelar, pasa por detrás del tubérculo basal. Carácter 64 (0→1): Profundidad de la *crista tuberalis* mayor que la distancia entre el foramen V y el receso columelar. Carácter 72 (0→1): Cresta otoesfenoidal conspicua bordeando al receso columelar. Carácter 106 (0→2): Forámenes craneanos VII y V abren en un receso. Carácter 110 (1→0): Surco marcado sobre el proótico para las ramas maxilar e hiomandibular del nervio craneano VII, ausente.

➤ **Nodo 44:** Sin nombre

Taxones incluidos: *Daspletosaurus* + *Albertosaurus*

Todos los árboles:

Carácter 40 (1→0): Distancia entre los procesos basipterigoideos mayor que entre los tubérculos basales.

Algunos árboles:

Carácter 39 (1→0): Extremos distales de los procesos basipterigoideos más ventrales que los tubérculos basales. Carácter 47 (0→1): Longitud del proceso cultriforme igual o menor la distancia entre tubérculo basal y proceso basipterigoideo.

➤ **Nodo 45:** Sin nombre

Taxones incluidos: *Troodon* + *Rhea*

Todos los árboles:

Carácter 3 (0→1): Sutura interparietal no visible, parietales fusionados. Carácter 56 (0→1): Proceso paraoccipital abreviado y robusto. Carácter 72 (0→1): Cresta otoesfenoidal conspicua bordeando al receso columelar. Carácter 89 (1→2): Receso basiesfenoidal cerrado secundariamente, basiesfenoides altamente neumático.

Algunos árboles:

Carácter 51 (1→0): Tubérculos basales paralelos. Carácter 96 (0→1): Eminencia medular ausente. Carácter 104 (0→2): Nervio Trigémico: separación de la rama oftálmica, presente.

➤ **Nodo 46: Maniraptora** Gauthier, 1986

Taxones incluidos: *Velociraptor* + (*Troodon* + *Rhea*)

Todos los árboles:

Carácter 10 (2→1): Márgenes mediales de ambas fosas supratemporales paralelos en toda su extensión y cercanos a la línea media. Carácter 13 (0→1): Frontal axialmente más largo que ancho, de forma triangular, con procesos postorbitales pronunciados. Carácter 17 (0→2): Tercio posterior del frontal globoso, curvo en vista lateral. Carácter 19 (0→1): Frontal con una fosa cerebral profunda. Carácter 28 (0→2): Parte postorbital del techo craneano orientada posteroventralmente en individuos adultos. Carácter 29 (0→1): Prefrontal reducido o fusionado al frontal. Carácter 30 (1→2): neumaticidad del neurocráneo extensa (presencia de numerosas cavidades neumáticas).

Algunos árboles:

Carácter 58 (0→1): Borde ventral del proceso paraoccipital situado al nivel de la mitad del cóndilo o por debajo. Carácter 95 (0→1): Receso timpánico lateral bien desarrollado, incluso subdividido en cámaras. Carácter 98 (0→1): Receso flocular subcircular y varias veces el tamaño del foramen metótico.

#### 4.4.4. Discusión de los resultados y Conclusiones

##### 4.4.4.1. Consenso estricto.

En el consenso estricto (Fig. 4.23), la topología del árbol es congruente en forma parcial con otras hipótesis previas de las relaciones filogenéticas de los Theropoda (presente Capítulo, sección 4.2), principalmente en cuanto a que el clado Theropoda se muestra monofilético, y bien soportado por los caracteres neurocraneanos, así como también algunos clados particulares (e.g. Abelisauridae y Tyrannosauridae). Sin embargo, muestra incongruencias en cuanto a las interrelaciones filogenéticas de determinados clados o taxones con el resto de los Theropoda. Por ejemplo: el clado Maniraptora se posiciona basalmente en el árbol, *Ceratosaurus* no es el taxón hermano de Abelisauridae (y por lo tanto Neoceratosauria se muestra como un grupo parafilético), o Tetanurae no aparece como un clado monofilético.

Los caracteres neurocraneanos soportan la inclusión de *Herrerasaurus* dentro de los Theropoda y como taxón hermano de Neotheropoda, siendo el terópodo más basal, coincidentemente con numerosas hipótesis previas (Allain, 2002; Bonaparte, 1978; Carrano *et al.*, 2002; Coria y Currie, 2006; Currie y Carpenter, 2000; Ezcurra y Novas, 2006; Novas, 1993; Sampson *et al.*, 2001; Sereno, 1993; Sereno y Novas, 1992, 1993; Rauhut, 2003; Sereno *et al.*, 1993; Tykoski y Rowe, 2004; Wilson *et al.*, 2003). El consenso estricto, muestra una tricotomía en el **nodo 35** (Neotheropoda), para *Syntarsus*, Maniraptora y el clado formado por el resto de los terópodos estudiados. En los dos árboles más parsimoniosos obtenidos (Fig. 4.22), la politomía está resuelta y lo que varía es la posición de *Syntarsus*, del más basal de los neoterópodos en uno a taxón hermano de los maniraptores en otro. El clado formado por (*Velociraptor* + (*Troodon* + *Rhea*)) está bien soportado pero su posición en el árbol es mucho más basal de la esperada. Esta situación se repite con cualquier esquema de muestreo taxonómico de Theropoda testeado (ver más adelante). La ubicación basal de Maniraptora en la topología del árbol se explica por los neurocráneos altamente modificados, que secundariamente adquieren características morfológicas consideradas en el análisis como primitivas, presentes en el grupo externo (e.g. ausencia de receso basiesfenoidal, frontal largo y triangular que participa ampliamente en la formación del margen orbitario, etc.).

En el **nodo 34** del consenso estricto (Fig. 4.23), hay una politomía entre *Irritator*, *Dilophosaurus* y el clado que incluye al resto de los terópodos estudiados. En los árboles más parsimoniosos 1 y 2 la politomía está resuelta, variando la relación de *Irritator* y *Dilophosaurus*, que siempre quedan como taxones externos o más basales al resto de los terópodos (Fig. 4.22). En este análisis, los caracteres neurocraneanos no soportan la monofilia de los Coelophysoidea (*Syntarsus* y *Dilophosaurus* no se encuentran estrechamente relacionados entre sí, ni estos a su vez con *Zupaysaurus*), en coincidencia con otros autores (Carrano *et al.*, 2002; Rauhut, 2003; Smith *et al.*, 2007a; contra Ezcurra y Novas, 2006; Tykoski y Rowe, 2004).

El **nodo 33** del consenso estricto (Fig. 4.23), muestra una politomía para *Acrocanthosaurus*, *Allosaurus*, *Zupaysaurus*, *Piatnitzkysaurus*, el clado formado por (megalosáuridos + celurosaurios), y el clado formado por (neoceratosarios + *Sinraptor* + carcharodontosáuridos). Esta politomía está resuelta en los árboles más parsimoniosos 1 y 2 (Fig. 4.22), donde varía la posición de *Zupaysaurus*, de taxón hermano de todos terópodos mencionados en uno de los árboles (Fig. 4.22A) a taxón más cercanamente relacionado a los neoceratosaurios en el otro (Fig. 4.22B). Si bien este análisis no dilucida las relaciones filogenéticas de *Zupaysaurus*, los pocos caracteres neurocraneanos conocidos del taxón lo ubican en la topología del árbol lejos de los Coelophysoidea (Arcucci y Coria, 2003). En el árbol 1 *Piatnitzkysaurus* y *Allosaurus* son seguidamente los taxones hermanos del resto de los terópodos nombrados anteriormente (Fig. 4.22A), mientras que en el árbol 2 solo *Allosaurus* mantiene dicha posición, mientras que *Piatnitzkysaurus* pasa a ser el taxón hermano del grupo que incluye a los megalosáuridos y celurosaurios (ver descripción nodo 32). Si bien la posición de *Acrocanthosaurus* varía en los árboles más parsimoniosos 1 y 2 (Fig. 4.22), este taxón se muestra más cercanamente relacionado al resto de los Allosauroidea (*Sinraptor* + Carcharodontosauridae) que a *Allosaurus* (como en Holtz *et al.*, 2004).

En el **nodo 32** del consenso estricto (Fig. 4.23), hay una politomía entre *Piveteausaurus*, *Poekilopleuron?*, el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 y Tyrannosauroidea, mismos taxones que forman un clado monofilético en los árboles más parsimoniosos 1 y 2 (Fig. 4.22). La politomía está generada por la variación en la

posición del celurosaurio indet. MCF-PVPH 411. Este, en el árbol 1 se muestra como el taxón hermano del clado formado por (*Piveteausaurus* + *Poekilopleuron?*), formando con estos un grupo monofilético, que es a su vez el grupo hermano de los Tyrannosauridae (Fig. 4.22A); mientras que en el árbol 2, se muestra como el taxón hermano de los Tyrannosauridae (Fig. 4.22B). Esta última relación filogenética se obtiene también a partir del análisis de una matriz de 113 caracteres neurocraneos en la que solo se incluyeron los taxones del nodo 32, y utilizando a *Herrerasaurus* como grupo externo. El resultado de dicho análisis son 3 árboles más parsimoniosos de 147 pasos de longitud, en donde el ejemplar MCF-PVPH 411 es el taxón hermano de los Tyrannosauridae (Fig. 4.26).

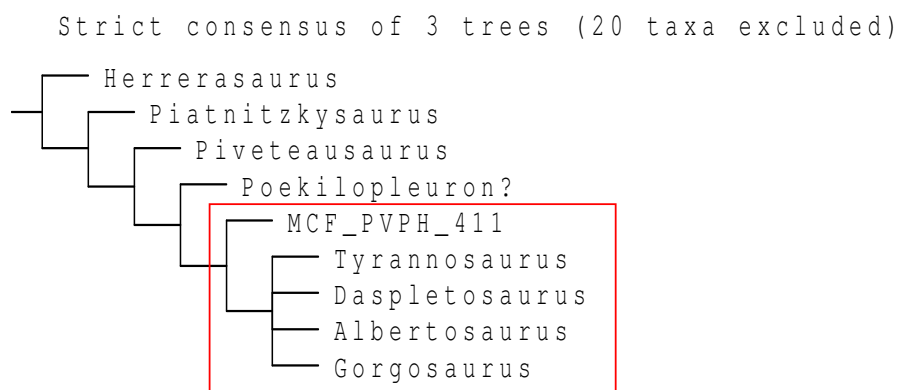


Fig. 4.26. Consenso estricto de 3 árboles más parsimoniosos obtenidos del análisis de 113 caracteres neurocraneos y únicamente tetanuros espinosauroides y celurosaurios.

**Tyrannosauridae.** El consenso estricto (Fig. 4.23) muestra a los tiranosáuridos como un grupo monofilético y bien soportado por los caracteres neurocraneos (Fig. 4.24), donde *Tyrannosaurus* es el taxón más basal y *Daspletosaurus* y *Albertosaurus* son los taxones más derivados (Fig. 4.24). El mismo resultado se obtiene analizando una matriz de 113 caracteres neurocraneos donde solo se incluyeron a los Tyrannosauridae y utilizando a *Allosaurus* como grupo externo. El resultado es un único árbol de 67 pasos, con un IC de 0,896 y un IR de 0,5 (Fig. 4.27). La topología de las ramas de este árbol difiere parcialmente del análisis realizado por Currie (2003), basado en 77 caracteres craneos (19 son caracteres neurocraneos), en el que *Tyrannosaurus* y *Daspletosaurus* se muestran como los taxones más basales, mientras que *Gorgosaurus* y *Albertosaurus* como los más derivados de los Tyrannosauridae (ver sección 4.4.4.2) (Fig. 4.28).

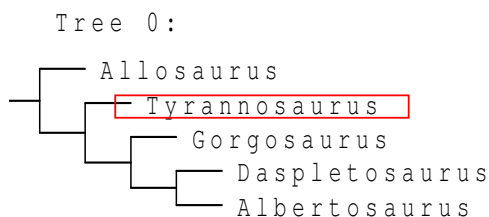


Fig. 4.27. Árbol más parsimonioso de los Tyrannosauridae, obtenido del análisis de 113 caracteres neurocraneanos.

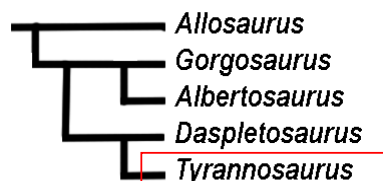


Fig. 4.28. Cladograma simplificado de Currie (2003) mostrando las relaciones filogenéticas de los Tyrannosauridae en base a caracteres craneanos.

Finalmente, el consenso estricto muestra en el **nodo 39** una politomía formada por (*Ceratosaurus*, + (*Sinraptor* + *Giganotosaurus*) + Abelisauridae) (Fig. 4.23). La politomía se genera por la variación de la posición de *Ceratosaurus*, que en el árbol 1 (Fig. 4.22A) queda como el taxón hermano del clado formado por (*Sinraptor* + *Giganotosaurus*), mientras que en el árbol 2 (Fig. 4.22B) queda como el taxón hermano de los Abelisauridae. Esta última disposición es la más generalizada en análisis filogenéticos previos, que muestran a Neoceratosauria como un clado monofilético (Carrano *et al.*, 2002; Ezcurra y Novas, 2006; Holtz, 1994; Rauhut, 2003; Sampson *et al.*, 2001; Smith *et al.*, 2007a; Tykoski y Rowe, 2004; Sereno *et al.*, 2004; Wilson *et al.*, 2003), pero que sin embargo no lo muestran como un clado estrechamente relacionado a los sinraptóridos y carcharodontosáuridos. Los caracteres neurocraneanos, no soportan bien la monofilia de Neoceratosauria y definitivamente no soportan la monofilia de Ceratosauria, situación que ya fuera propuesta por otros autores (Rauhut, 2003; Carrano y Sampson, 1999; Smith *et al.*, 2007a). Por su parte, el clado formado por (*Sinraptor* + Carcharodontosauridae (*Giganotosaurus* + *Carcharodontosaurus*)) está bien soportado por los caracteres neurocraneanos, en forma coincidente con análisis previos (Allain, 2002; Coria y Currie, 2002a; Rauhut, 2003; Smith *et al.*, 2007a), en los que dichos taxones están

más relacionados entre si que con el resto de los Allosauroidea (e.g. *Allosaurus* y *Acrocanthosaurus*) (Currie y Carpenter, 2000).

En el **nodo 38** del consenso estricto, los abelisáuridos forman un clado monofilético, bien soportado por los caracteres neurocraneanos (Figs. 4.23 y 4.24). *Ekrixinatosaurus* aparece como el más basal de los abelisáuridos (*idem* Krause *et al.*, 2007), mientras *Carnotaurus* y *Majungasaurus* son los más derivados (*idem* Carrano *et al.*, 2002; Sereno *et al.*, 2004; Smith *et al.*, 2007a; Tykoski y Rowe, 2004; Wilson *et al.*, 2003). En el análisis de Krause *et al.*, (2007), *Carnotaurus* aparece filogenéticamente más relacionado a *Ilokelesia*, contrariamente a lo que muestran la mayoría de los análisis (e.g. Calvo *et al.*, 2004; Carrano *et al.*, 2002; Sereno *et al.*, 2004; Smith *et al.*, 2007a; Tykoski y Rowe, 2004). Llamativamente, el mismo resultado (*Carnotaurus* como taxón hermano de *Ilokelesia*) se obtiene con la matriz de Smith *et al* (2007a), cuando se analizan únicamente los caracteres postcraneanos (Fig.4.29), lo que estaría indicando que los caracteres más derivados del grupo se encuentran en el cráneo. La politomía entre *Abelisaurus*, *Aucasaurus* y (*Carnotaurus* + *Majungasaurus*), está generada por la variación en la posición de los dos primeros taxones. La posición de *Abelisaurus* y *Aucasaurus*, se intercambia en los dos árboles más parsimoniosos 1 y 2 (Fig. 4.22) como el taxón hermano de (*Carnotaurus* + *Majungasaurus*), ambigüedad debida probablemente a la gran cantidad de entradas faltantes que presenta *Aucasaurus* (material neurocraneano fragmentario).

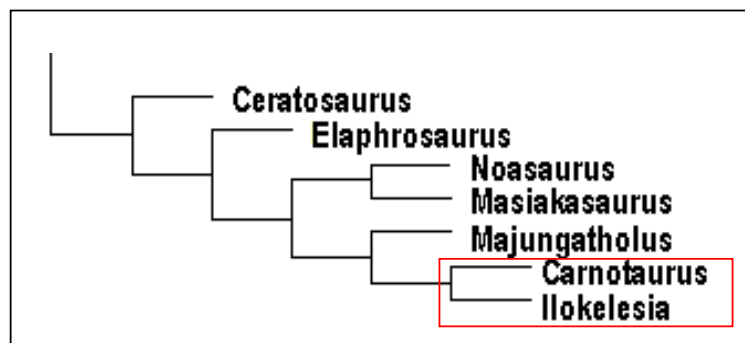


Fig. 4.29. Fragmento del consenso estricto de 50 árboles más parsimoniosos obtenidos del análisis de 206 caracteres postcraneanos y 56 taxones, utilizando la matriz de caracteres de Smith *et al.*, (2007a).

#### 4.4.4.2. Análisis de los caracteres neurocraneanos

A continuación, se mostrará el resultado de distintos análisis de exploración de datos (sub matrices con sub-sets de caracteres neurocraneanos), con los que se intenta evaluar la robustez de la señal filogenética de los caracteres utilizados, variando las condiciones del análisis. Debe quedar en claro, sin embargo, que la mejor inferencia de relaciones en base a los caracteres neurocraneanos, es la que se obtiene al considerar todos los datos en la matriz.

Para determinar la incidencia de los caracteres de diversos sectores del neurocráneo (e.g. techo craneano, basicráneo), fueron realizadas búsquedas de los árboles más parsimoniosos utilizando submatrices de caracteres neurocraneanos. Esta discriminación de caracteres es importante en cuanto a que se trata (en el caso del techo craneano vs basicráneo), de elementos óseos de distinto origen embrionario, que a su vez están afectados por las fuerzas adaptativas de diversa manera. En todos los análisis se realizó una búsqueda tradicional, variando únicamente el número de caracteres analizados, bajo las mismas condiciones que fuera analizada la matriz de caracteres neurocraneanos completa.

##### ➤ Matriz de la que se excluyen los caracteres del techo craneano

Cuando se inactivan los 29 caracteres del techo craneano (caracteres 1-29), quedan 84 caracteres, que corresponden al basicráneo y paredes del neurocráneo (elementos mayormente de origen endocondral). El resultado del análisis son 10 árboles de 327 pasos, con un IC de 0,33 y un IR de 0,58. El consenso estricto muestra un árbol en el que aparecen dos politomías (Fig. 4.30A). El valor de soporte de *Bremer* para el consenso estricto es de 4 para el nodo Tyrannosauridae, 3 para los nodos que relacionan (*Rhea* + *Troodon*), (*Sinraptor* + *Gigantosaurus*) y Abelisauridae, y 2 para el clado Theropoda y el nodo que relaciona (MCFC-PVPH 411 + (*Piveteausaurus* + *Poekilopleuron*)). La politomía del nodo Abelisauridae, se resuelve realizando un consenso reducido, del que se “poda” a *Aucasaurus* (material basicraneano muy fragmentario) con la opción *pruned trees* (Fig. 4.30B).



En este análisis, los caracteres que soportan la monofilia de Theropoda son los siguientes: En todos los árboles: Carácter 52 (0→1), carácter 76 (0→1) y en algunos árboles: carácter 30 (0→1), carácter 89 (0→1) (descripción de caracteres en sección 4.3.2).

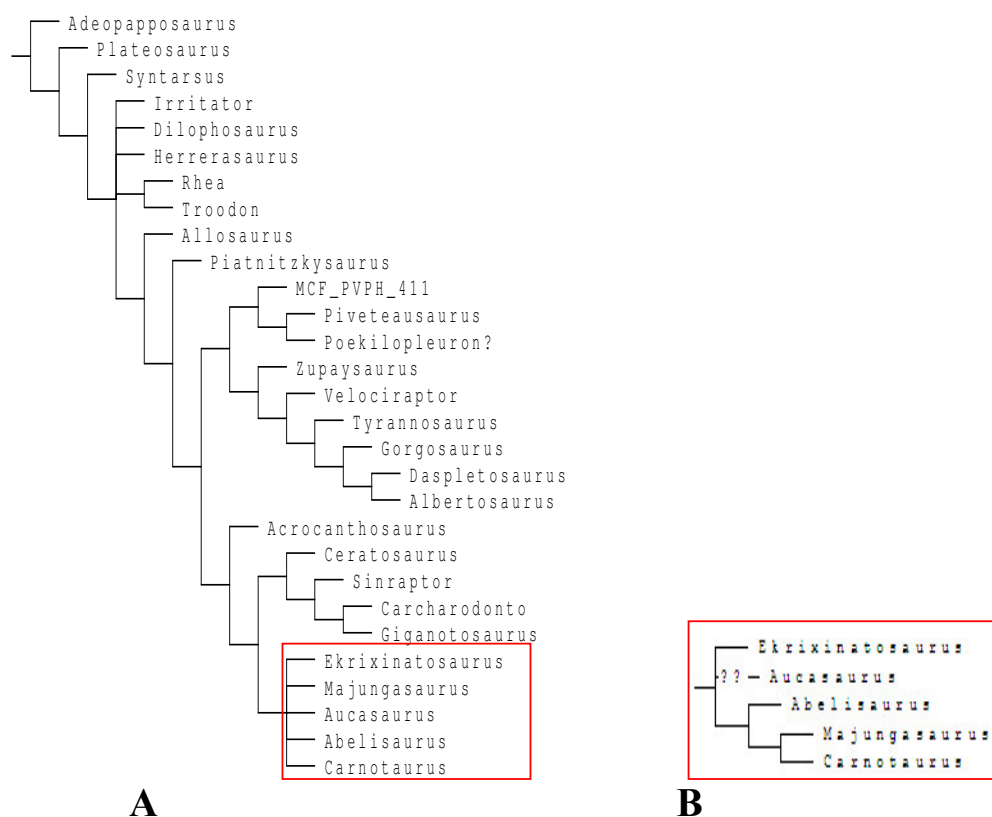


Fig. 4.30. Consenso estricto de 10 árboles más parsimoniosos obtenidos del análisis en el cual se excluyeron los caracteres del techo craneano (A). Fragmento del árbol, Clado Abelisauridae, en el cual se ganaron dos nodos con la exclusión de *Aucasaurus* utilizando la opción *pruned trees*.

La eliminación de los caracteres del techo craneano influye en la posición relativa de *Herrerasaurus*, *Zupaysaurus* y del celurosauro indet. MCF-PVPH 411 con respecto al análisis de todos los caracteres neurocraneos (Fig. 4.23). Si bien *Herrerasaurus* continúa ubicándose como un terópodo basal, *Syntarsus* aparece en una posición más basal que este, mientras que *Zupaysaurus* aparece en una posición mucho más derivada que en el análisis de todos los caracteres neurocraneos (tener en cuenta que al excluir los caracteres del techo craneano, solo 15 caracteres neurocraneos de *Zupaysaurus* son analizados). El celurosauro indet. MCF-PVPH

411 aparece como el más basal de los megalosáuridos (*Piveteausaurus* + *Poekilopleuron?*), mientras que *Piatnitzkysaurus* no forma parte del clado, sino que presenta una posición mucho más basal en el árbol. Se mantiene la estrecha relación entre *Sinraptor* y los carcharodontosáuridos, pero *Acrocanthosaurus* y *Allosaurus* no aparecen formando un clado monofilético con éstos. *Ceratosaurus* no forma un grupo monofilético con Abelisauridae, sino que se encuentra como el taxón hermano del clado formado por (*Sinraptor* + Carcharodontosauridae). Finalmente, Maniraptora tampoco conforma un clado monofilético, estando *Velociraptor* como taxón hermano de Tyrannosauridae y separado de *Troodon* + *Rhea*, que forman un clado cuyas relaciones filogenéticas con el resto de los terópodos se presentan inciertas.

#### ➤ Matriz de caracteres del techo craneano

Si en el análisis filogenético se dejan activos solo los 29 caracteres del techo craneano y se inactivan el resto de los 84 caracteres neurocraneanos, se obtienen 5 árboles de 101 pasos, con un IC de 0,406 y un IR de 0,727. En el consenso estricto se muestran las relaciones entre los terópodos estudiados bajo estas condiciones (Fig. 4.31). Los valores de soporte de *Bremer* y *Bootstrap* son bajos para todos los nodos, excepto para Maniraptora y Tyrannosauridae.

El análisis de caracteres del techo craneano muestra un grupo monofilético formado por *Poekilopleuron?* + (celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 + *Piveteausaurus*) (Fig. 4.31A). El celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 se muestra como el taxón hermano de *Piveteausaurus*, si bien el valor de soporte de *Bootstrap* para este nodo es solo de 2. Por su parte, *Ceratosaurus* se muestra como el taxón hermano de Abelisauridae, siendo este el único caso en el que **los caracteres neurocraneanos soportan la monofilia del clado Neoceratosauria** en un consenso estricto. Los caracteres del techo craneano resuelven las relaciones internas de los Abelisauridae, pero no las relaciones internas de los Tyrannosauridae, si bien el valor de soporte de *Bootstrap* para este último clado es el más alto (=80). La aplicación de la opción *pruned trees* de comparación de árboles no mejora el consenso estricto, pero muestra resuelta la politomía de los Tyrannosauridae en un árbol subóptimo, en el cual *Daspletosaurus* es el tiranosáurido más basal, mientras que *Tyrannosaurus* y

*Albertosaurus* son los más derivados (Fig. 4.31B). El clado Maniraptora vuelve a tener una posición incierta en el Cladograma con respecto al resto de los Coelurosauria, que no concuerda con la mayoría de las hipótesis, en la que el grupo tiene una posición terminal en el árbol de los Theropoda (Allain, 2002; Gauthier, 1986; Holtz *et al.*, 2004; Rauhut, 2003; Smith *et al.*, 2007a; entre otros). Este clado, donde *Troodon* se muestra como el taxón hermano del clado formado por (*Velociraptor* + *Rhea*), está medianamente bien soportado por los caracteres del techo craneano, con un valor de soporte de *Bootstrap* de 56. Los caracteres del techo craneano no soportan la relación entre (*Sinraptor* + Carcharodontosauridae). En este análisis, los caracteres del techo craneano que soportan la monofilia de Theropoda son los siguientes: para todos los árboles: carácter 4 (1→0), carácter 17 (0→1) (descripción de caracteres en sección 4.3.2).

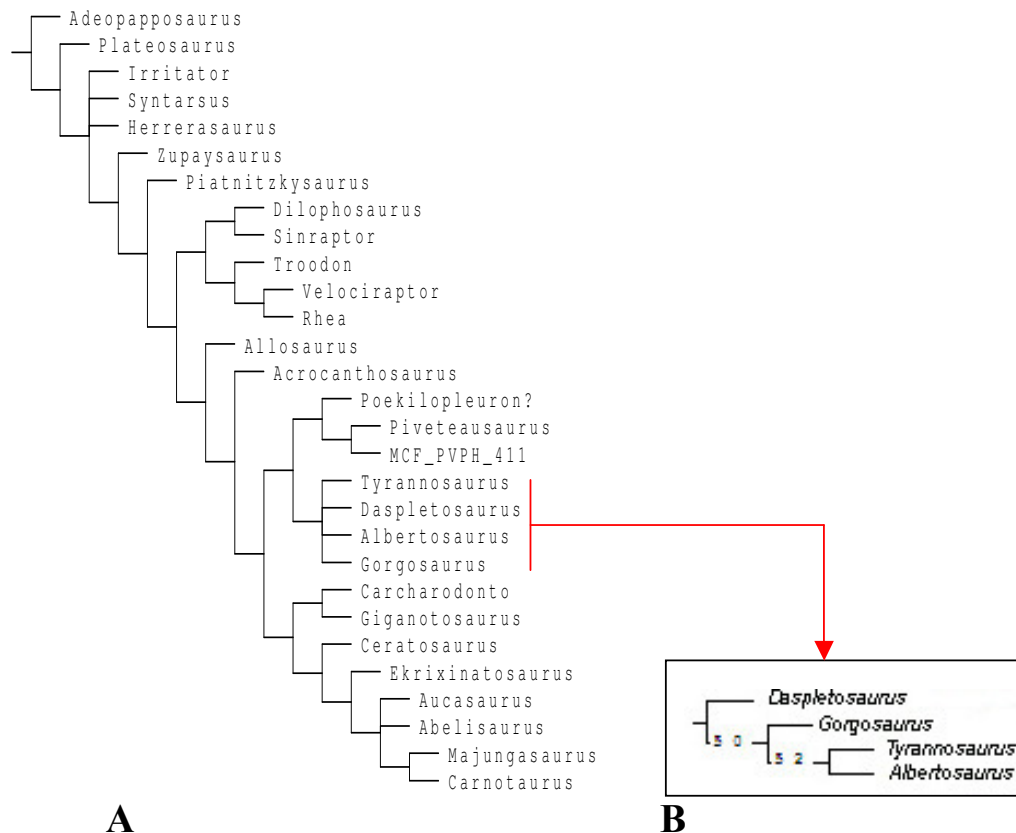
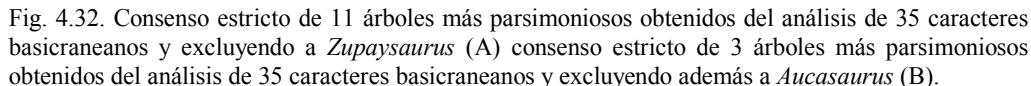


Fig. 4.31. Consenso estricto de 5 árboles más parsimoniosos obtenidos del análisis de únicamente caracteres del techo craneano (A). Consenso reducido de Tyrannosauridae (B).

➤ **Matriz de caracteres basicraneanos**

Si se analizan únicamente los 35 caracteres basicraneanos (caracteres 31-52, 86-95, 96, 97 y 105) y se excluye a *Zupaysaurus* (que no presentan basicráneo visible), el resultado del análisis son 11 árboles igualmente parsimoniosos de 151 pasos, con un IC de 0,328 y un IR de 0,591. El consenso estricto muestra a la mayoría de los terópodos relacionados en una gran politomía excepto por los clados formados por (*Rhea* + *Troodon*), (*Sinraptor* + *Carcharodontosauridae*) y (*Piveteausaurus* + *Piatnitzkysaurus*) (Fig. 4.32A). Los valores de soporte de *Bremer* son igual a 1 en todos los nodos. La aplicación de la opción *pruned trees* del programa T.N.T, no resolvió en gran medida la politomía. En los consensos reducidos, *Poekilopleuron* aparece como taxón hermano de (*Piveteausaurus* + *Piatnitzkysaurus*), si es “podado” del análisis el celurosauro indet. MCF-PVPH 411, mientras que el clado *Abelisauridae* (*Abelisaurus* + (*Majungasaurus* + *Carnotaurus*)) se resuelve si se podan del análisis *Ekrixinatosaurus* y *Aucasaurus*. En este análisis, los caracteres que soportan la monofilia de Theropoda son los siguientes: para todos los árboles: carácter 39 (0→1), para algunos árboles: carácter 33 (0→2), carácter 52 (0→2) y carácter 97 (01→2) (descripción de caracteres en sección 4.3.2)

Si se excluye además del análisis a *Aucasaurus* (taxón que presenta un 91,4% de entradas faltantes en la matriz de caracteres basicraneanos), el resultado son 3 árboles igualmente parsimoniosos de 131 pasos de longitud, con un IC de 0,326 y un IR de 0,586. El consenso estricto, muestra un árbol donde la mayor parte de la politomía del análisis anterior está resuelta (Fig. 4.32B). Sin embargo, los valores de soporte de *Bremer* son mínimos (valor igual a 1), para todos los nodos del árbol, excepto para el nodo que relaciona a (*Poekilopleuron*? + (*Piveteausaurus* + *Piatnitzkysaurus*)) (valor igual a 3). En este árbol, *Abelisauridae* se muestra como un grupo monofilético, pero no se resuelven las relaciones internas del clado (politomía). Aplicando la opción *pruned trees* y podando del análisis a *Ekrixinatosaurus*, dicha politomía se resuelve de la siguiente manera: *Abelisaurus* + (*Carnotaurus* + *Majungasaurus*). En el consenso estricto, se mantienen los clados formados por (*Rhea* + *Troodon*) y (*Sinraptor* + *Carcharodontosauridae*). Los caracteres basicraneanos posicionan a *Piatnitzkysaurus* como un espinosauroideo,



#### 4.4.4.3. Relaciones filogenéticas de los terópodos argentinos en base a caracteres neurocraneanos

Hasta el momento, solo se realizaron análisis en los que fue modificado el número de caracteres y no el de taxones. Para intentar resolver qué relaciones están mejor soportadas y bajo qué condiciones de análisis, se realizaron búsquedas del árbol más parsimonioso en las que se modificó el número de taxones analizados. Estos análisis, son tests exploratorios con los que se busca evaluar la robustez de las posiciones filogenéticas obtenidas para los taxones cuando se considera toda la evidencia (matriz completa). La cantidad de caracteres neurocraneanos analizados es siempre de 113. La búsqueda de los árboles más parsimoniosos se realizó con la opción *traditional search* del programa T.N.T. Los resultados de estos análisis exploratorios, junto con las conclusiones que surgieron del análisis de distintos sets de caracteres neurocraneanos, realizados en la sección 4.4.4.2, son discutidos a continuación.

### Theropoda

#### Los caracteres neurocraneanos soportan la monofilia de los Theropoda.

El clado Theropoda, presenta en el análisis de la matriz completa valores de soporte de *Bremer* y *Bootstrap* significativamente altos (6 y 96 respectivamente, Fig. 4.24). Los caracteres del techo craneano y basicraneanos separadamente, también soportan a este clado, si bien no es el caso para el clado Neotheropoda (Figs. 4.30-4.32). Cuando se analizaron únicamente los taxones sudamericanos, se obtuvieron 3 árboles más parsimoniosos de 202 pasos con un IC igual a 0,738 y un RC igual a 0,928, mostrando el consenso estricto valores de soporte de *Bremer* y *Bootstrap* para Theropoda de 6 y de 99 respectivamente (Fig. 4.35A). Si a su vez, se incluye en el análisis a *Piveteausaurus* (megalosáurido con menor número de entradas faltantes) y a *Daspletosaurus* (tiranosáurido con menor número de entradas faltantes), el valor de soporte de *Bremer* para el clado sube a 7 (Fig. 4.37), y este valor se mantiene cuando se excluyen del análisis los taxones sudamericanos y solo son analizados los taxones que no fueron registrados en la Argentina.

## Taxones registrados en la Argentina

### ➤ *Herrerasaurus*

Los caracteres neurocraneanos soportan la inclusión de *Herrerasaurus* dentro de **Theropoda**. A su vez, lo soportan como taxón hermano de Neotheropoda, solo cuando se analizan todos los caracteres del neurocráneo (Fig. 4.23). Cuando se analizan sets de caracteres neurocraneanos por separado (e.g. únicamente caracteres del techo craneano o únicamente caracteres basicraneanos, sección 4.4.4.2), la relación de *Herrerasaurus* con el resto de los terópodos más basales puede resultar ambigua, a la vez que el clado Neotheropoda puede no estar bien definido (Figs. 4.31 y 4.32). Cuando se analizan únicamente los taxones sudamericanos, *Herrerasaurus* aparece como el taxón hermano de Neotheropoda (Fig. 4.35A) y lo mismo ocurre si todos los taxones sudamericanos (con la excepción de *Herrerasaurus*) son excluidos del análisis (Fig. 4.33). En ambos casos, el valor de soporte de *Bremer* para Neotheropoda es de 2, mientras que el valor de soporte de *Bootstrap* (para el análisis que incluye únicamente taxones sudamericanos) es de 43.

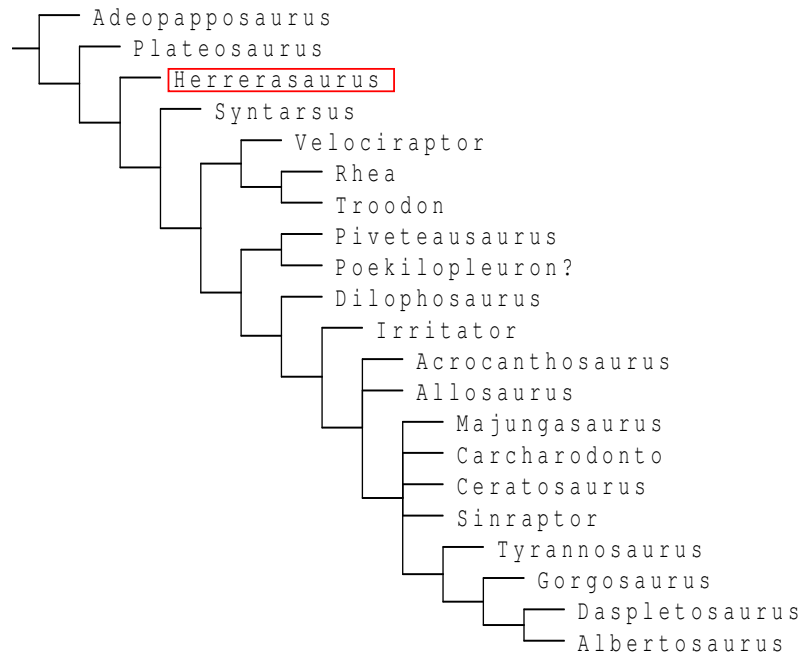


Figura. 4.33. Consenso estricto de 3 árboles más parsimoniosos obtenidos del análisis del cual se excluyeron los taxones sudamericanos con la excepción de *Herrerasaurus*.

➤ *Zupaysaurus*.

Las relaciones filogenéticas de *Zupaysaurus* en base a datos neurocraneanos son ambiguas, si bien cabe recordar el alto porcentaje de datos perdidos que presenta este taxón en la matriz (tabla 4.4). En el consenso estricto (Fig. 4.23) este taxón queda en una posición más derivada que *Syntarsus* y *Dilophosaurus*, por lo que **los caracteres neurocraneanos no soportan su inclusión dentro de “Coelophysoidea”** (e.g. Ezcurra y Novas, 2006). Sin embargo, cuando solo se tienen en cuenta los caracteres del techo craneano, *Zupaysaurus* se posiciona más basalmente en el cladograma, entre *Syntarsus* y *Dilophosaurus*, pero sin estar estrechamente relacionado con éstos (Fig. 4.31A). La posición de *Zupaysaurus* en el consenso estricto resultante de un análisis donde se excluyeron los datos del techo craneano (Fig. 4.30) no debería tenerse en cuenta debido a que prácticamente la totalidad de los caracteres scoreados para este taxón corresponden al techo craneano. Cuando se analizaron únicamente taxones sudamericanos, *Zupaysaurus* se mostró como el Neotheropoda más basal en dos de los 3 árboles más parsimoniosos obtenidos, pero en el consenso estricto sus relaciones son ambiguas (Fig. 4.35A). El mismo resultado se obtiene si se incluye a *Zupaysaurus* en un análisis del que se han excluido todos los taxones sudamericanos.

Los caracteres neurocraneanos, posicionan a *Zupaysaurus* como un **Neotheropoda**. Dentro de este clado, este taxón no se encuentra estrechamente relacionado con *Syntarsus* pero tampoco está estrechamente relacionado a *Dilophosaurus*, y solo se muestra como el taxón hermano de este último cuando se analizan únicamente ceratosaurios (Fig. 4.34). Sin embargo, el nodo que los relaciona presenta valores de soporte de *Bremer* poco significativos, lo cual es de esperar debido al bajo número de caracteres scoreados para ambos taxones. En definitiva, si bien los caracteres neurocraneanos no relacionan a *Zupaysaurus* con los Coelophysidae, tampoco se puede descartar que se trate de un coelofisoideo más derivado. Teniendo en cuenta la postura de Smith *et al.*, (2007a), que presenta a los Coelophysoidea como un grupo parafilético, dentro del cual *Dilophosaurus* comparte un ancestro común con neoceratosaurios y tetanuros, y donde *Zupaysaurus* es el taxón hermano de estos, los caracteres neurocraneanos estarían reflejando una situación semejante.



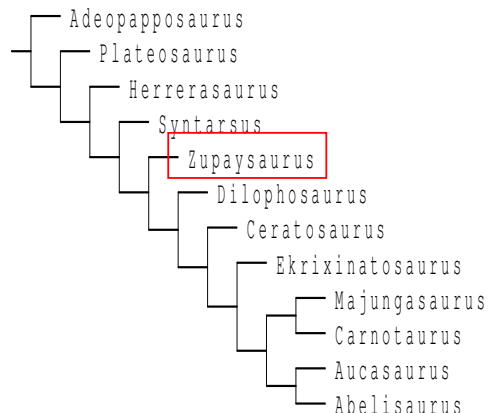


Fig. 4.34. Árbol más parsimonioso obtenido del análisis de 113 caracteres neurocraneanos y todos los Ceratosauria estudiados.

#### ➤ *Piatnitzkysaurus*

Si bien la posición filogenética de *Piatnitzkysaurus* en el consenso estricto del análisis de la matriz de caracteres neurocraneanos completa es ambigua (Fig. 4.23), el taxón se encuentra más basal respecto a los espinosauroides megalosáuridos (*Piveteausaurus* y *Poekilopleuron*?) y solo en uno de los árboles más parsimoniosos aparece como el taxón hermano de éstos (Fig. 4.22B). Los caracteres del techo craneano no soportan la relación de *Piatnitzkysaurus* con los mencionados espinosauroides (Fig. 4.31A). Sin embargo, cuando se analizan solo caracteres basicraneanos, *Piatnitzkysaurus* se muestra como el taxón hermano de *Piveteausaurus* (Fig. 4.32). Cuando se analizan solo los taxones sudamericanos, el consenso estricto muestra una posición ambigua para *Piatnitzkysaurus* dentro de Neotheropoda (Fig. 4.35A), pero si se incluye a *Piveteausaurus* (megalosáurido con menor número de entradas faltantes) en el análisis, estos forman un clado monofilético junto con el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 (Fig. 4.35B). Si se excluyen del análisis los taxones sudamericanos, excepto *Herrerasaurus* y *Piatnitzkysaurus*, este último no se relaciona con *Piveteausaurus* y *Poekilopleuron*?, ubicándose en una posición más derivada en el Cladograma (Fig. 4.36).

Los caracteres neurocraneanos relacionan a *Piatnitzkysaurus* con los espinosauroides megalosáuridos, pero no soportan la inclusión del taxón en el clado en forma terminante. Sin embargo, estos caracteres posicionan a

*Piatnitzkysaurus* como **taxón hermano de Spinosauroides**, misma relación obtenida en otros análisis previos (Rauhut, 2003; Smith *et al.*, 2007a).

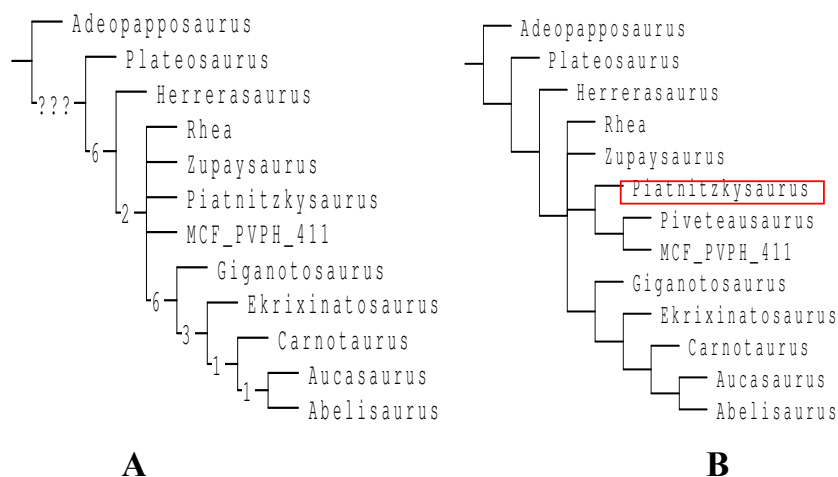


Fig. 4.35. Consenso estricto de 3 árboles más parsimoniosos obtenidos del análisis de 113 caracteres neurocraneanos y taxones registrados en la Argentina (A) Consenso estricto de 3 árboles más parsimoniosos obtenidos del análisis del mismo set de datos, en el que se incluye a *Piveteausaurus* (B). Los números en los nodos indican el valor de soporte de *Bremer*



Fig. 4.36. Consenso estricto de 5 árboles más parsimoniosos obtenidos del análisis de 113 caracteres neurocraneanos en el cual se excluyeron todos los taxones sudamericanos con excepción de *Herrerasaurus* y *Piatnitzkysaurus*.

➤ **Celurosaurio indet. MCF-PVPH 411**

El celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 es considerado un celurosaurio en base al estudio de su postcráneo (Coria y Currie, 2002b). En las diferentes búsquedas realizadas utilizando diversos sets de caracteres neurocraneanos, este taxón muestra relaciones tanto con los megalosáuridos (*Piveteausaurus* y *Poekilopleuron?* alternadamente) (Figs. 4.22A, 4.30A, 4.31A), como con los Tyrannosauridae (Figs. 4.22B, 4.32B). Cabe destacar que los taxones mencionados aparecen en los diferentes cladogramas, si bien en diversas relaciones filogenéticas, conformando un grupo monofilético de tetanuros. Las sinapomorfias que acercan este taxón a los Tyrannosauridae (Fig. 4.22B) son 3 caracteres del techo craneano (carácter 7 (0→1), carácter 10 (2→1), carácter 11 (0→1)) y 3 caracteres basicraneanos (carácter 41 (1→0), carácter 78 (0→1), carácter 91 (0→1)) (descripción de los caracteres en sección 4.3.2). Sin embargo, cuando se analizan submatrices de datos neurocraneanos (e.g. sin datos del techo craneano, solo con datos del techo craneano o solo datos basicraneanos), el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 aparece en repetidas ocasiones más estrechamente relacionado con los megalosáuridos que con los tiranosáuridos. En un análisis de solo caracteres del techo craneano (Fig. 4.31A), el valor de soporte de *Bootstrap* para el clado (MCF-PVPH 411 + *Piveteausaurus*) es solo de 2, mientras que si se excluyen a los megalosáuridos del análisis, el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 aparece como taxón hermano de los Tyrannosauridae y el nodo muestra un valor de *Bootstrap* de 41, lo cual es medianamente alto en comparación. Si se analizan solo taxones sudamericanos y se incluye a *Piveteausaurus* (megalosáurido con menor número de entradas faltantes) en el análisis, el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 forma con dicho taxón un clado cuyo valor de soporte de *Bremer* es de 2 (Fig. 4.37A), mientras que si se incluye además a *Daspletosaurus* (tiranosáurido con menor número de entradas faltantes), el ejemplar MCF-PVPH 411 se aleja de *Piveteausaurus* y pasa a ser el taxón hermano del tiranosáurido, conformando un clado cuyo valor de soporte de *Bremer* es de 3 (Fig. 3.37B). Finalmente, en un análisis de los taxones de espinosauroides y tiranosáuridos estudiados, el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 queda posicionado en el cladograma como taxón hermano de los Tyrannosauridae (Fig. 4.38).

Los caracteres neurocraneos posicionan al celurosauro indet. MCF-PVPH 411 entre los espinosauroides y los Coelurosauria, y si bien en numerosos análisis de submatrices queda incluido dentro de **Spinosauroides**, los valores de soporte son siempre mayores cuando aparece como taxón hermano de Tyrannosauridae. En conclusión, los caracteres neurocraneos reafirman su estrecha relación con los **Coelurosauria**.

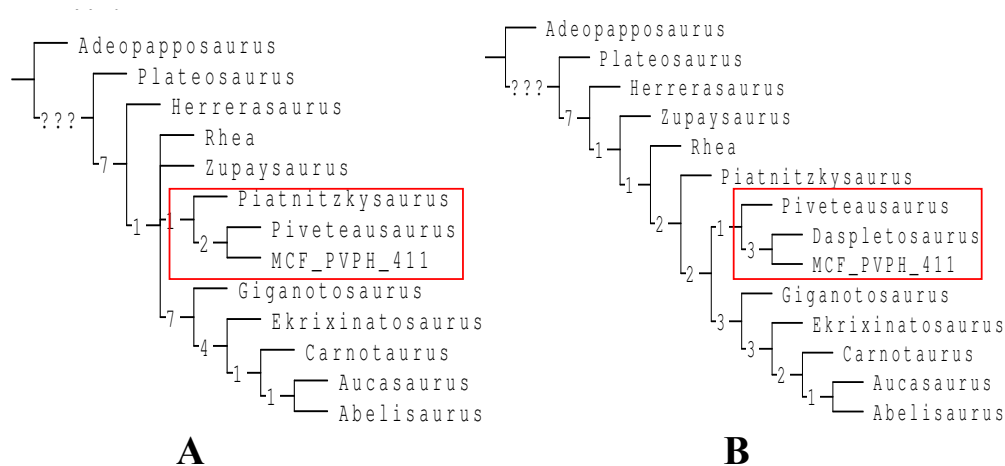


Fig. 4.37. Consenso estricto de 3 árboles más parsimoniosos que resultan del análisis de los taxones sudamericanos + *Piveteausaurus* (A), consenso estricto del análisis del mismo set de datos + *Daspletosaurus* (B). Los números indican valores de soporte de Bremer.

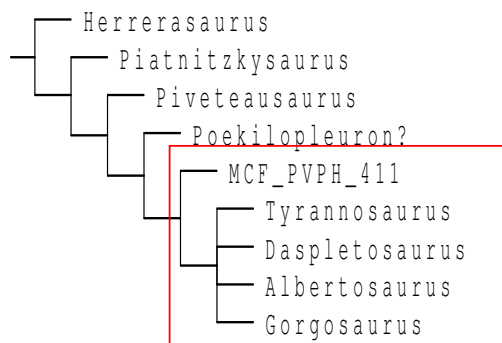


Fig. 4.38. Consenso estricto de 3 árboles más parsimoniosos que resultan del análisis de los megalosáuridos y tiranosáuridos estudiados.

### ➤ *Giganotosaurus*

Los caracteres neurocraneanos soportan la monofilia de (*Giganotosaurus* + *Sinraptor*) propuesta en numerosos análisis previos (sección 4.2) (Figs. 4.22, 4.23). El único set de caracteres neurocraneanos que no soporta esta relación es el de los caracteres del techo craneano (Fig. 4.31), mientras que sí lo hacen el resto de los caracteres (Figs. 4.30A, 4.32). Si bien los caracteres neurocraneanos no soportan la monofilia de los Allosauroidea, en el consenso estricto del análisis de la matriz de caracteres neurocraneanos completa, el taxón que aparece más cercanamente relacionado al clado (*Giganotosaurus* + *Sinraptor*) es *Acrocanthosaurus* (Fig. 4.22). El mismo resultado se obtiene cuando se excluyen del análisis los datos del techo craneano (Fig. 4.30) pero no si se utilizan solo datos del techo craneano o solo datos basicraneanos (Figs. 4.30A, 4.32).

### ➤ *Abelisauridae*

En cuanto a los abelisáuridos, los caracteres neurocraneanos soportan bien la monofilia del grupo, siendo *Ekrixinatosaurus* el taxón más basal y (*Majungasaurus* + *Carnotaurus*) los taxones más derivados de los *Abelisauridae* (Figs. 4.22 y 4.23). En los distintos análisis exploratorios, el nodo que relaciona a los abelisáuridos presenta generalmente valores de soporte de *Bremer* relativamente altos, entre 3-6 (e.g Figs. 4.35A, 4.37A). Cuando se analizan solo los caracteres del techo craneano se obtienen los mismos resultados (Fig. 4.31), mientras que si se analizan caracteres únicamente basicraneanos, estos soportan la monofilia del grupo pero no definen las relaciones dentro del clado (Fig. 4.32). Lo mismo ocurre si se excluyen de análisis los datos del techo craneano (Fig. 4.30A), pero esta politomía se resuelve en un consenso reducido si se ignora a *Aucasaurus* (Fig. 4.30B), lo que indica que **si bien los caracteres basicraneanos soportan la monofilia del clado, los datos del techo craneano resuelven la politomía de los *Abelisauridae***. El clado se mantiene monofilético cuando solo se analizan los taxones registrados en la Argentina (Fig. 4.37) y si solo se analizan los Ceratosauria estudiados, en cuyo caso la relación entre los taxones es (*Ekrixinatosaurus* + ((*Majungasaurus* + *Carnotaurus*) + (*Abelisaurus* + *Aucasaurus*))) (Fig. 4.34).

#### 4.4.4.4. Caracteres neurocraneanos vs. caracteres postcraneanos

Para determinar la congruencia entre los caracteres neurocraneanos y postcraneanos, los 113 caracteres neurocraneanos utilizados en esta Tesis fueron agregados a las matrices de Rauhut (2003, 224 caracteres x 60 taxones originariamente) y Smith *et al.*, (2007a, 334 caracteres x 56 taxones originariamente). Las mismas fueron analizadas bajo las mismas condiciones que la matriz de caracteres neurocraneanos (sección 4.4.2). Para analizar la incidencia de solo este set particular de 113 caracteres, fueron eliminados de ambas matrices los caracteres neurocraneanos utilizados originariamente por dichos autores (información repetida), que corresponden a 19 caracteres (caracteres 36,37,39,42-44,52-64) en la matriz de Rauhut (2003) y a 34 caracteres (caracteres 62-68,75,76,90-113) en la matriz de Smith *et al.*, (2007a) (tabla 4.2). Como en el análisis filogenético realizado en esta Tesis el grupo externo es Prosauropoda, las búsquedas fueron realizadas bajo condiciones similares.

Como fuera mencionado por Rauhut (2003), la elección de distintos taxones por parte de los diversos autores, deriva en diferentes resultados para aquellos análisis filogenéticos que tienen un mismo objetivo: dilucidar las relaciones filogenéticas de los Theropoda. Esta Tesis, presenta **17 taxones** en común con la hipótesis de Rauhut (2003) y **18 taxones** en común con la hipótesis de Smith *et al.*, (2007a). Si bien en la matriz de Smith *et al.* (2007a), los taxones corresponden a géneros y especies, en la matriz de Rauhut (2003) hay taxones de una jerarquía taxonómica superior, por lo que se tuvo en consideración modificar algunos estados de los caracteres neurocraneanos (e.g. Carcharodontosauridae, Abelisauridae, Tyrannosauridae y Dromaeosauridae). Con respecto a Carcharodontosauridae, este último taxón con seguridad “contamina” un poco el resultado dado que el autor considera dentro de la familia a *Acrocanthosaurus*, mientras que el taxón *Poekilopleuron* representa a una especie diferente (*P. bucklandii*). Los taxones en común de la matriz de Rauhut (2003) con la matriz de este análisis son: Sauropodomorpha, *Herrerasaurus*, *Dilophosaurus*, *Syntarsus*, *Piatnitzkysaurus*, *Piveteausaurus*, *Poekilopleuron*, *Allosaurus*, *Ceratops*, *Baryonychidae*, *Carcharodontosauridae*, *Sinraptoridae*, *Abelisauridae*, *Tyrannosauridae*, *Dromaeosauridae*, *Troodontidae* y Aves. Los taxones argentinos que no fueron

comparados son *Zupaysaurus* y el celurosauro indet. MCF-PVPH 411. En cuanto a la matriz de Smith *et al.*, (2007a), los taxones en común con la matriz utilizada en este análisis son los siguientes: *Plateosaurus*, *Herrerasaurus*, *Syntarsus*, *Zupaysaurus*, *Dilophosaurus wetherilli*, *Irritator*, *Ceratosaurus*, *Majungasaurus*, *Carnotaurus*, *Abelisaurus*, *Piatnitzkysaurus*, *Velociraptor*, *Tyrannosaurus*, *Allosaurus*, *Acrocanthosaurus*, *Sinraptor*, *Giganotosaurus* y *Carcharodontosaurus*. Los taxones argentinos que no pudieron ser comparados son *Aucasaurus* y el celurosauro indet. MCF-PVPH 411.

## Resultados

- **Matriz de Rauhut (2003).**

Analizando la matriz (originariamente de 224 caracteres) de la que se excluyeron los 19 caracteres neurocraneos propuestos originalmente por el autor, y dejando a Sauropodomorpha en el grupo externo (4 taxones del grupo externo excluidos), se obtienen 10 árboles más parsimoniosos de 584 pasos, con un IC igual a 0,440 y un IR igual a 0,721. El consenso estricto (Fig. 4.39A) muestra una politomía importante, la cual se resuelve en forma parcial con la aplicación *pruned trees*, que indica que los taxones más inestables son, *C. maortuensis*, *Xuanhanosaurus* y *S. sigoniensis*, y cuya “poda” produce la resolución de numerosos nodos (Fig. 4.40). Bajo las mismas condiciones de análisis y agregando en la matriz 113 caracteres neurocraneos, se obtienen 10 árboles más parsimoniosos de 957 pasos, con un IC igual a 0,423 y un IR igual a 0,641. El consenso estricto se muestra en la Figura 4.39B.

### Topología del árbol antes y después de incluir caracteres neurocraneos

Comparando la topología del consenso estricto del análisis donde no se incluyen caracteres neurocraneos (de ahora en más **A**) y del análisis que incluye caracteres neurocraneos (de ahora en más **B**), y teniendo en cuenta el gran aumento de entradas faltantes que se generan la matriz (donde solo se escoraron caracteres neurocraneos para 17 de los 56 taxones) se observa en términos generales que la inclusión de caracteres neurocraneos no genera un número mayor de politomías.

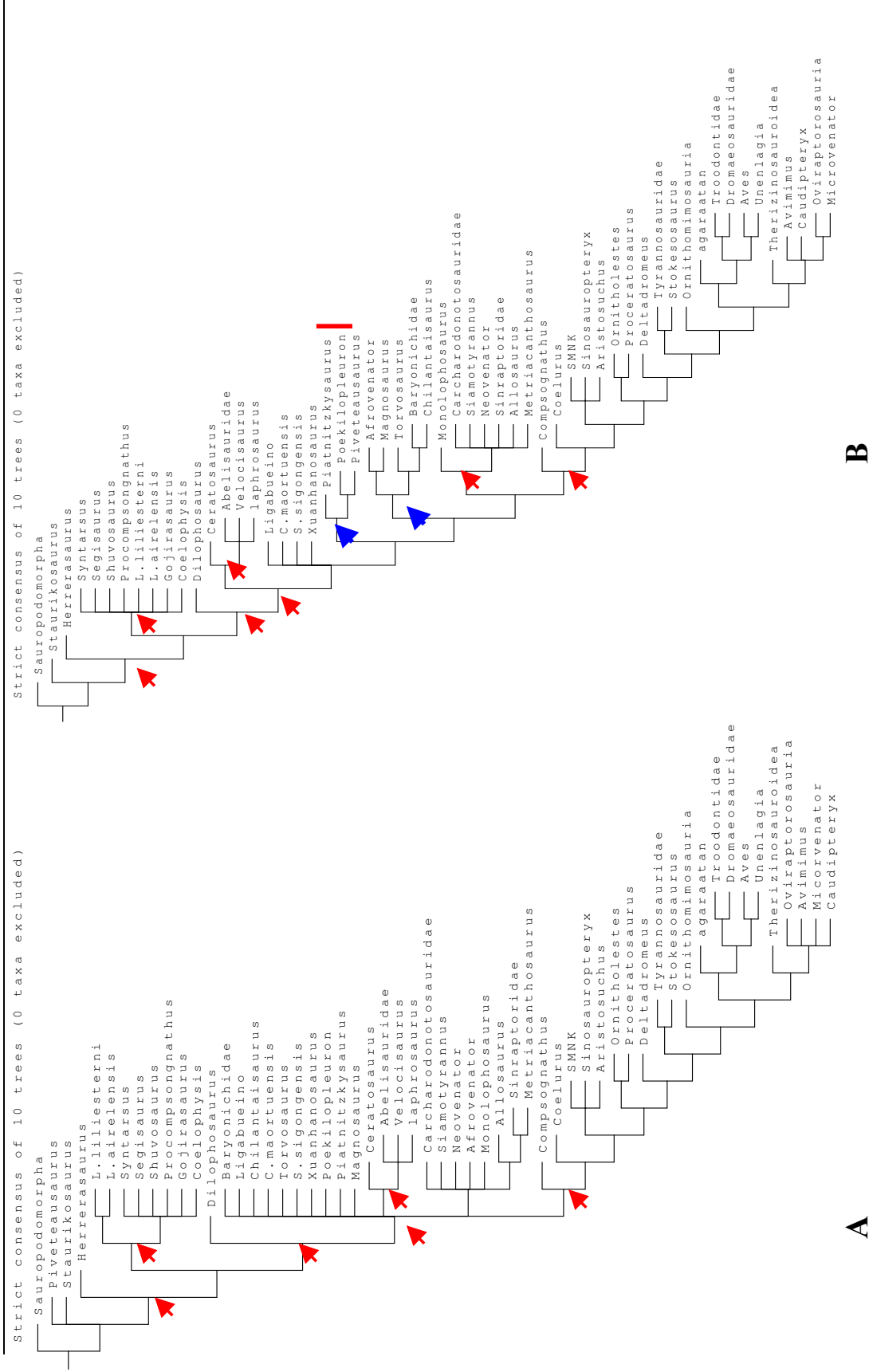


Fig. 4.39. Consenso estricto de la matriz de Rauhut (2003) (sin 19 caracteres neurocraneos originalmente propuestos por el autor y dejando solo Sauropodomorpha en el grupo externo) (A) consenso estricto del mismo set de datos al que se le suman 113 caracteres neurocraneos (B). Flechas en rojo indican grupos monofiléticos que se mantienen iguales; flechas en azul, indican nodos que no están presentes en el consenso estricto A.



Tanto en el consenso estricto **A** como en el **B** (del análisis filogenético de la matriz de Rauhut, 2003), la base del árbol se resuelve de forma similar, con los herrerasáuridos como los taxones más basales (Fig. 4.39). La presencia de *Piveteasaurus* como taxón hermano de *Herrerasaurus* en el consenso estricto **A**, se explica por la ausencia de caracteres postcraneos para el ejemplar (Taquet y Welles, 1977) (Fig. 4.39A). La adición de caracteres neurocraneos en el análisis, produce una politomía mayor entre los Coelohphysidae (Fig. 4.39B), la cual se resuelve parcialmente podando del árbol (con la opción *pruned trees* del T.N.T) a *Shuvosaurus* y *Procompsognathus*. En el consenso estricto **B**, se mantiene la posición de *Dilophosaurus* como el taxón hermano de Neoceratosauria y Tetanurae (Rauhut, 2003, Smith *et al*, 2007a). En el consenso estricto **A**, la politomía formada entre 13 taxones se resuelve parcialmente luego de la aplicación de la opción *pruned trees*, donde se muestra a *Piatnitzkysaurus* mucho más basal que *Poekilopleuron*? (Fig. 4.40B). En el consenso estricto **B**, la mencionada politomía está más resuelta y *Piatnitzkysaurus* se muestra como el taxón hermano de (*Poekilopleuron* + *Piveteausaurus*), con los que forma un grupo monofilético (Fig. 4.39B).

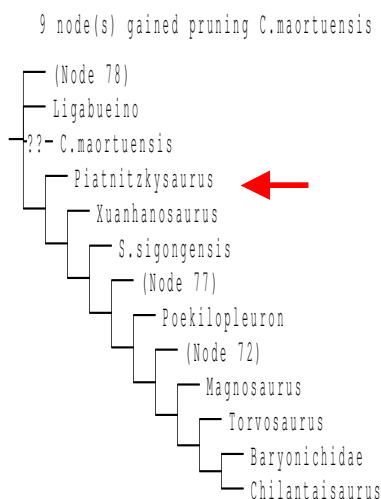
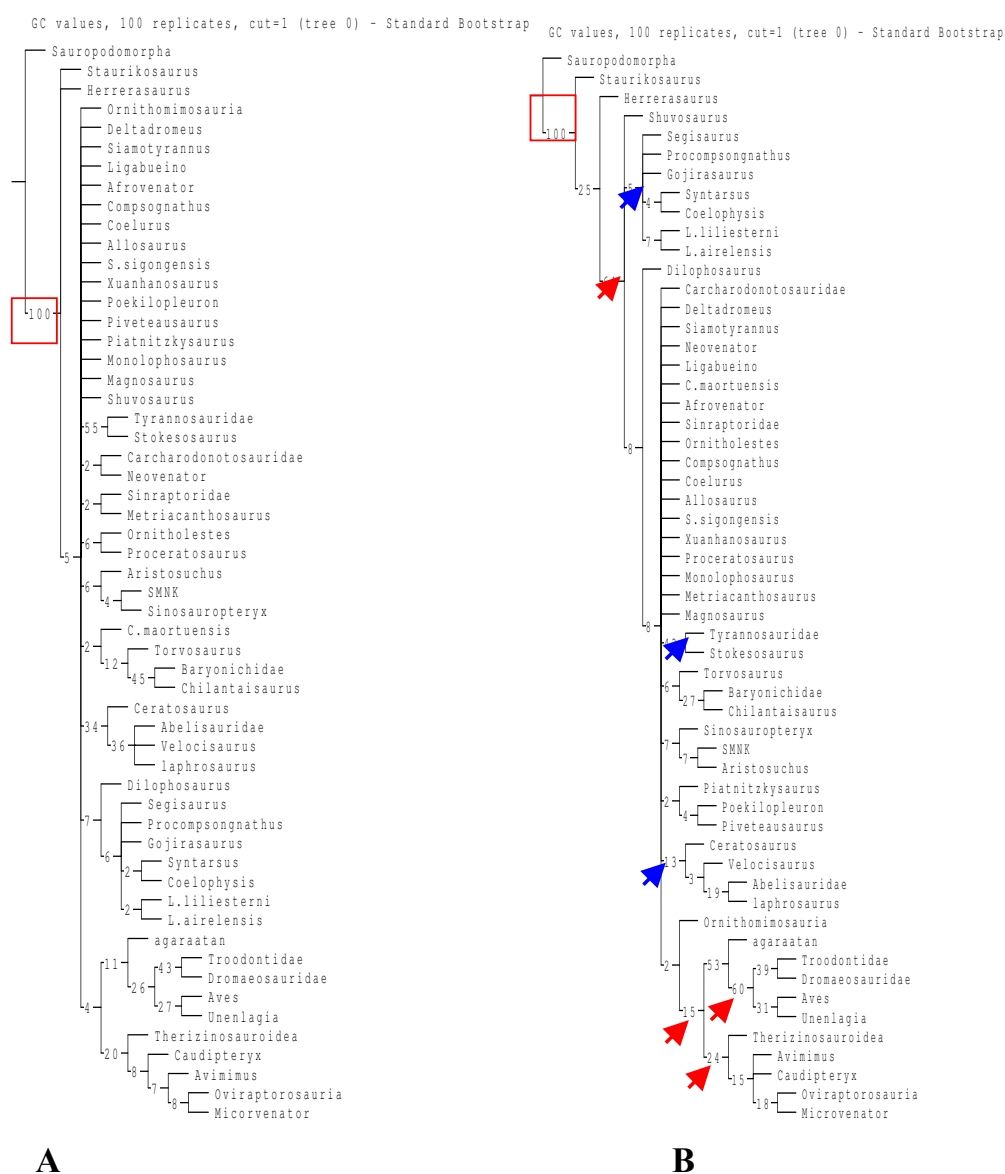


Fig. 4.40. Resolución de 9 nodos del consenso estricto de la matriz de Rauhut (2007) al “podar” a *C. maortuensis* con la opción *pruned trees* del T.N.T.

La monofilia de Neoceratosauria (con *Ceratosaurus* como taxón hermano de Abelisauridae) y de Carnosauria se mantiene luego de la inclusión de los caracteres

neurocraneanos, si bien las relaciones internas de este último grupo no se muestran resueltas.

La variación en los valores de soporte de *Bootstrap* luego de la inclusión de los 113 caracteres neurocraneanos en el análisis, se muestra en la figura 4.41. El valor de soporte de *Bootstrap* es igual a 100 para el nodo que incluye a Herrerasauridae y Neotheropoda, en ambos análisis.



La comparación de topologías de los consensos estrictos de ambos análisis se puede expresar mediante la aplicación de la opción *compare groups* del programa T.N.T (Goloboff *et al.*, 2003), la cual permite determinar cuáles son los grupos del consenso estricto **A** que están ausentes en el consenso estricto **B** (Fig. 4.42).



Fig. 4.42. Árbol que muestra los grupos del consenso estricto de la matriz de Rauhut (2003) (sin los caracteres neurocraneanos propuestos originalmente por el autor), que están ausentes en el consenso estricto del mismo set de caracteres al que se agregan 113 caracteres neurocraneanos (A); y viceversa (B). Los círculos indican los grupos que son compatibles y las X los grupos que son contradictorios.

### **Congruencia de los caracteres neurocraneanos vs postcraneanos**

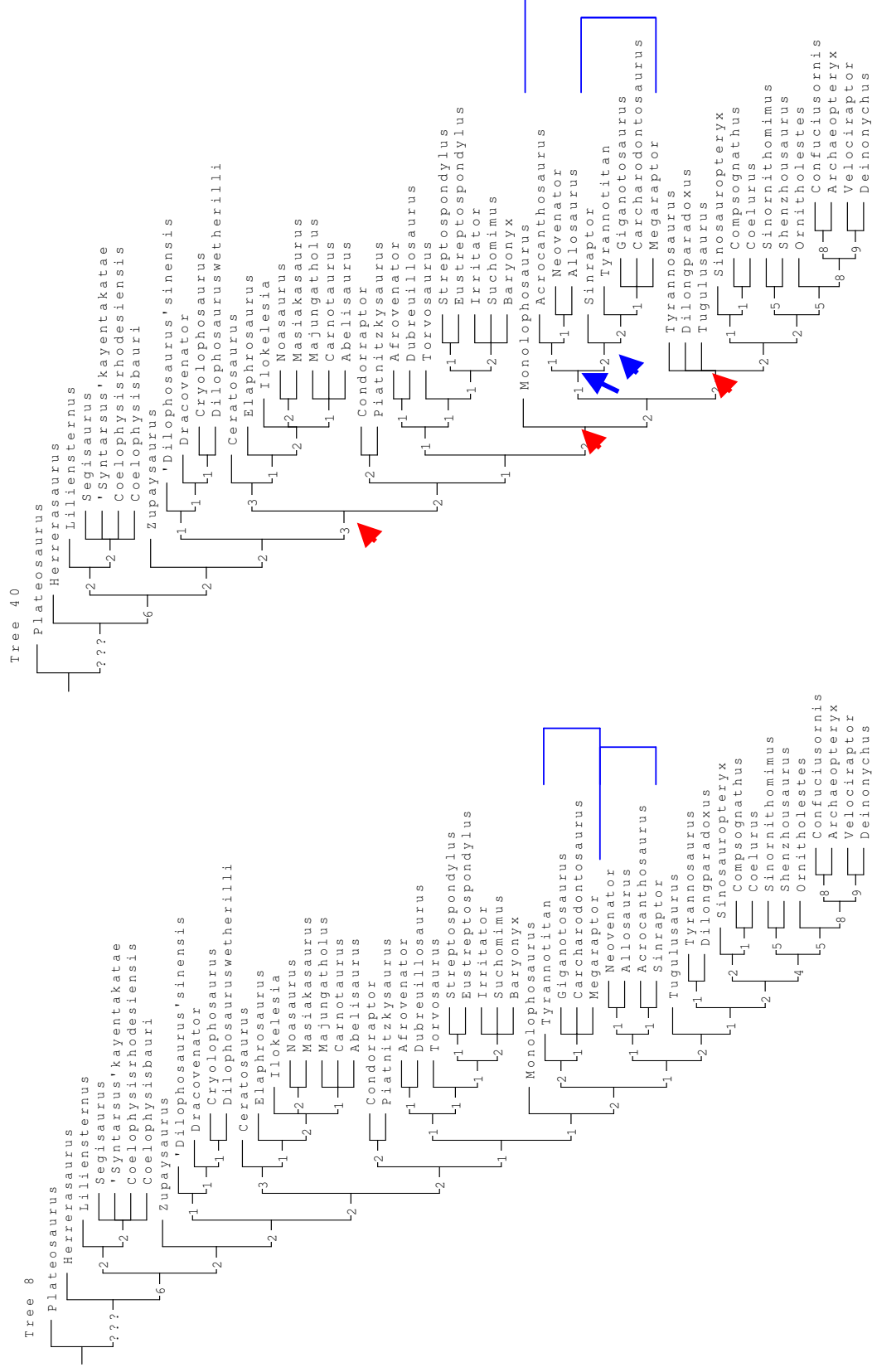
Para analizar como se ven afectados los caracteres postcraneanos de la matriz de Rauhut (2003) con la inclusión de datos neurocraneanos en el análisis, se calculó el índice de consistencia para cada carácter antes y después de la inclusión de dichos caracteres, utilizando el script WSTATS.RUN del programa T.N.T (Goloboff *et al.*, 2003). La comparación de estos índices, arroja que de los 138 caracteres postcraneanos propuestos por Rauhut (2003), solamente 6 caracteres (caracteres 125, 146, 154, 155, 158 y 164) modifican su índice de consistencia luego de la inclusión de los caracteres neurocraneanos en el análisis, y de estos, solo 3 muestran un aumento de dicho índice (gráfico 4.11). Esto implica, que los caracteres neurocraneanos producen árboles que son congruentes con los árboles obtenidos con el resto de los caracteres craneanos y postcraneanos.

- **Matriz de Smith *et al.* (2007a).**

Analizando la matriz (originariamente de 334 caracteres), de la cual fueron excluidos 34 caracteres neurocraneanos propuestos originalmente por los autores y 4 taxones del grupo externo, en donde se deja solo a *Plateosaurus*, se obtienen 8 árboles más parsimoniosos de 734 pasos, con un IC igual a 0,492 y un IR igual a 0,763. El consenso estricto (Fig. 4.43A), presenta solo tres politomías no resueltas. La aplicación de la opción *pruned trees* del programa T.N.T, indica que el consenso estricto no puede ser mejorado ignorando ninguno de los taxones. Bajo las mismas condiciones de análisis y agregando en la matriz 113 caracteres neurocraneanos, se obtienen 40 árboles más parsimoniosos de 1065 pasos, con un IC igual a 0,471 y un IR igual a 0,710. El consenso estricto de los 40 árboles se muestra en la Figura 4.43B.

### **Topología del árbol antes y después de incluir caracteres neurocraneanos**

Comparando la topología del consenso estricto del análisis de la matriz de Smith *et al.*, (2007a) donde no se incluyen caracteres neurocraneanos (de ahora en más **A**), y del análisis que incluye caracteres neurocraneanos (de ahora en más **B**), se observa que la inclusión de caracteres neurocraneanos no produjo modificaciones importantes en la topología del árbol (Fig. 4.43). En ambos consensos estrictos, la base del árbol se resuelve de forma similar, con *Herrerasaurus* como el taxón más



A

B

Fig. 4.43. Consenso estricto de la matriz de Smith *et al.* (2007a), sin los 34 caracteres neurocraneos originalmente propuestos por los autores y dejando solo a *Plateosaurus* en el grupo externo (A) consenso estricto del mismo set de datos al que se le suman 113 caracteres neurocraneos (B). Números indican valores de soporte de Bremer. Flechas rojas marcan aumento del valor. Flechas azules indican nodos generados por la inclusión de caracteres neurocraneos en el análisis.

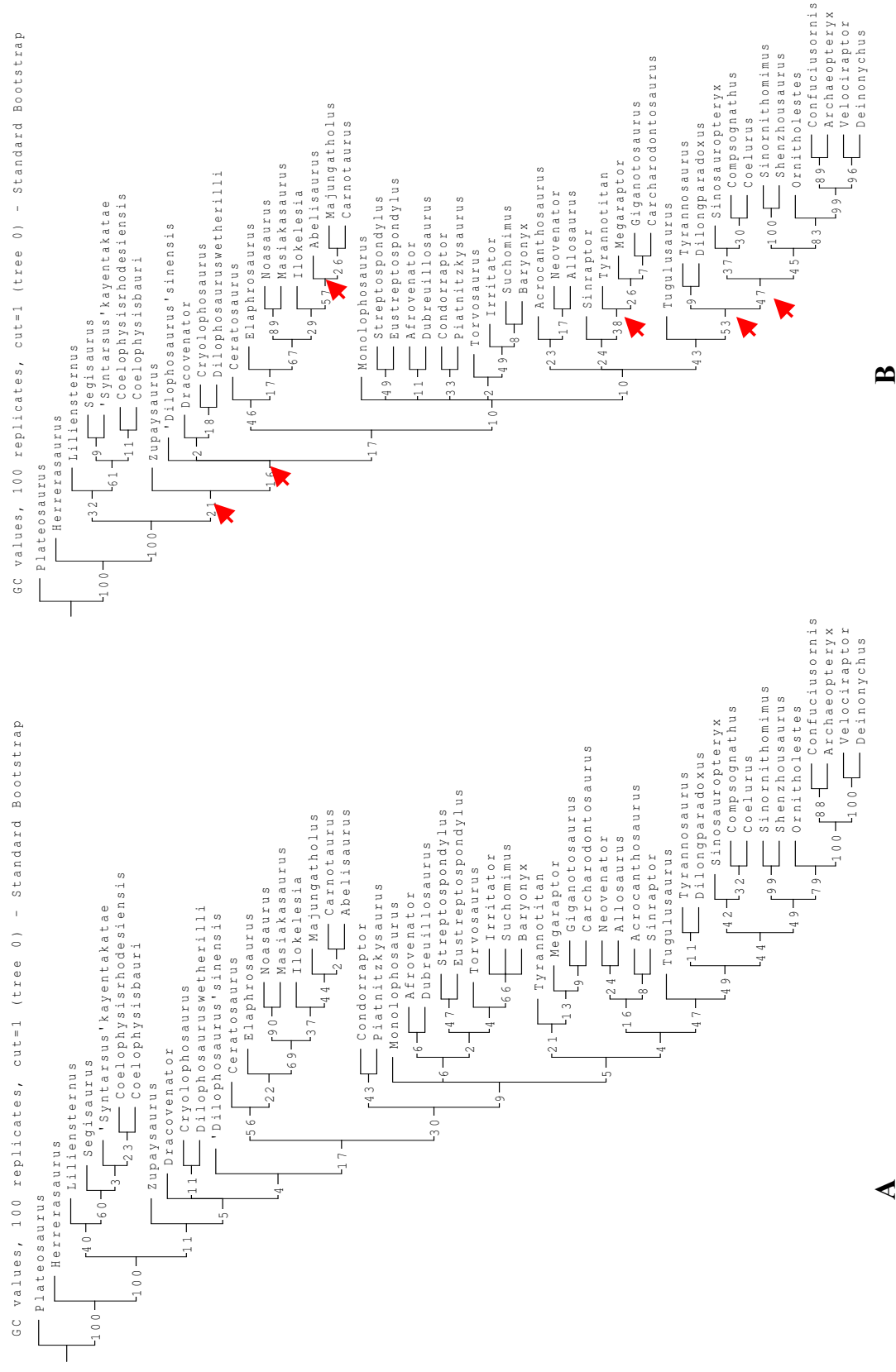


Fig. 4. 44. Valores de soporte de *Bootstrap*. Consenso estricto de la matriz de Smith *et al.*, (2007a), sin los 34 caracteres neurocraneos originalmente propuestos y con *Plateosaurus* en el grupo externo (A); consenso estricto del análisis del mismo set de datos al que se le agregaron 113 caracteres neurocraneos (B). Flechas rojas indican aumento del valor.

basal y con Neotheropoda como un grupo monofilético bien definido (Fig. 4.43). Cuatro politomías presentes en el consenso estricto **A**, se mantienen luego de la inclusión de caracteres neurocraneanos en el consenso estricto **B**. En este último, la politomía que relaciona a los celurosaurios (Fig. 4.43B), no se resuelve luego de la aplicación de la opción *pruned trees* del T.N.T (Globoff *et al.*, 2003), que arroja como resultado que la poda de ninguno de los taxones del árbol mejora el consenso estricto. Teniendo en cuenta el gran aumento de entradas faltantes de la matriz (donde solo se escoraron caracteres neurocraneanos para 18 de los 52 taxones), el cambio más importante generado por la inclusión de caracteres neurocraneanos, es que los Allosauroidea se muestran como un grupo monofilético, y que dentro de este grupo, se forma un nodo que relaciona a (*Sinraptor* + Carcharodontosauridae) (Fig. 4.43B). Esta relación, no está soportada en el consenso estricto **A**, en el cual *Sinraptor* se muestra como el taxón hermano de *Acrocanthosaurus* (Fig. 4.43A).

En cuanto a los valores de soporte de *Bremer* y *Bootstrap*, la inclusión de caracteres neurocraneanos produce, en los distintos nodos y ramas, cambios que van desde disminuir, mantener o aumentar el correspondiente valor. En ambos consensos estrictos (**A** y **B**), los valores de soporte de *Bremer* (Fig. 4.42) y de *Bootstrap* (Fig. 4.44) más altos son para los nodos Theropoda, Neotheropoda y los nodos terminales de Maniraptora. Si bien en el consenso estricto **B** hay relativamente pocos nodos que muestran un marcado aumento del valor de soporte de *Bremer* o *Bootstrap*, la mayoría de los nodos muestran valores que se mantienen iguales, mientras que las disminuciones, cuando las hay, no son nunca drásticas (Figs. 4.43, 4.44). Esto está indicando también, que existe congruencia entre los caracteres neurocraneanos con el resto de los caracteres de la matriz.

La comparación de topologías de los consensos estrictos de ambos análisis se puede cuantificar mediante la aplicación de la opción *compare groups* del programa T.N.T (Goloboff *et al.*, 2003), la cual permite determinar cuáles son los grupos del consenso estricto **A** que están ausentes en el consenso estricto **B**, y viceversa (Fig. 4.45). Este análisis, mostró un alto porcentaje de grupos compatibles entre ambos árboles, lo que indica un alto grado de congruencia entre los nodos generados por los

caracteres neurocraneanos y el resto de los caracteres (craneanos y postcraneanos) utilizados en este análisis filogenético.

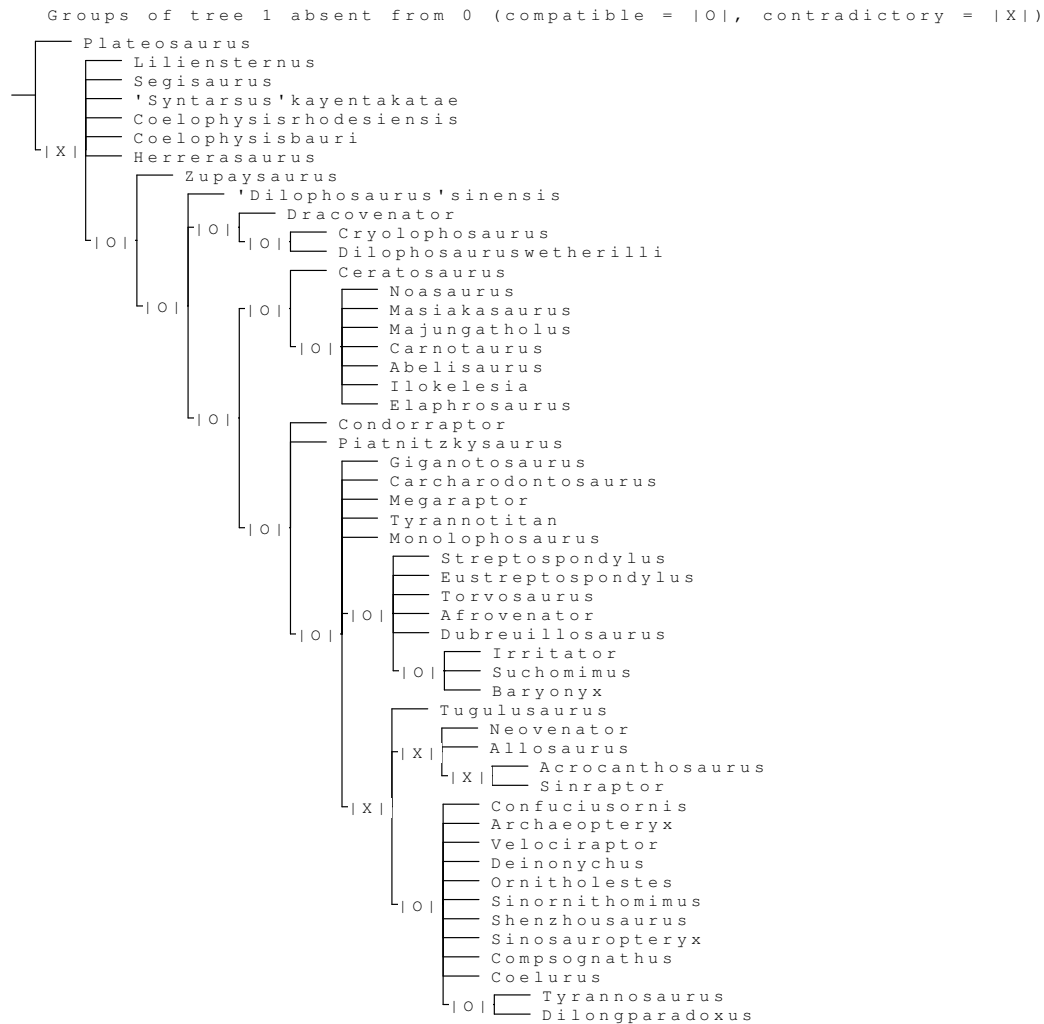


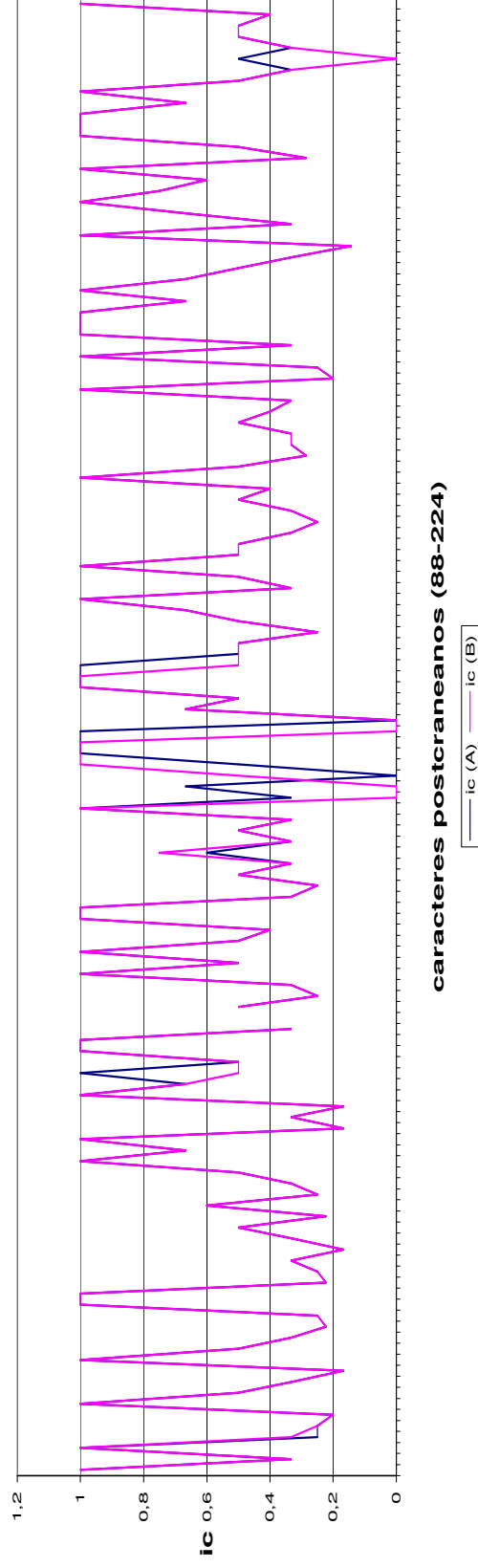
Fig. 4.45. Árbol que muestra los grupos del consenso estricto de la matriz de Smith *et al.*, (2007) (sin los caracteres neurocraneanos propuestos originalmente por los autores), que están ausentes en el consenso estricto del mismo set de caracteres al que se agregan 113 caracteres neurocraneanos. Los círculos indican los grupos que son compatibles y las X los grupos que son contradictorios.

### Congruencia de los caracteres postcraneanos vs neurocraneanos.

El análisis comparativo de la variación del índice de consistencia de cada carácter postcraneano luego de la inclusión de caracteres neurocraneanos, no mostró una variación significativa, lo cual reafirma la congruencia entre los resultado obtenidos a partir de ambos sets de caracteres (gráfico 4.11).



Variación del índice de consistencia de los caracteres postcraneanos de la matriz de Rauhut (2003)



Variación del índice de consistencia de los caracteres postcraneanos de la matriz de Smith *et al.*, (2007)

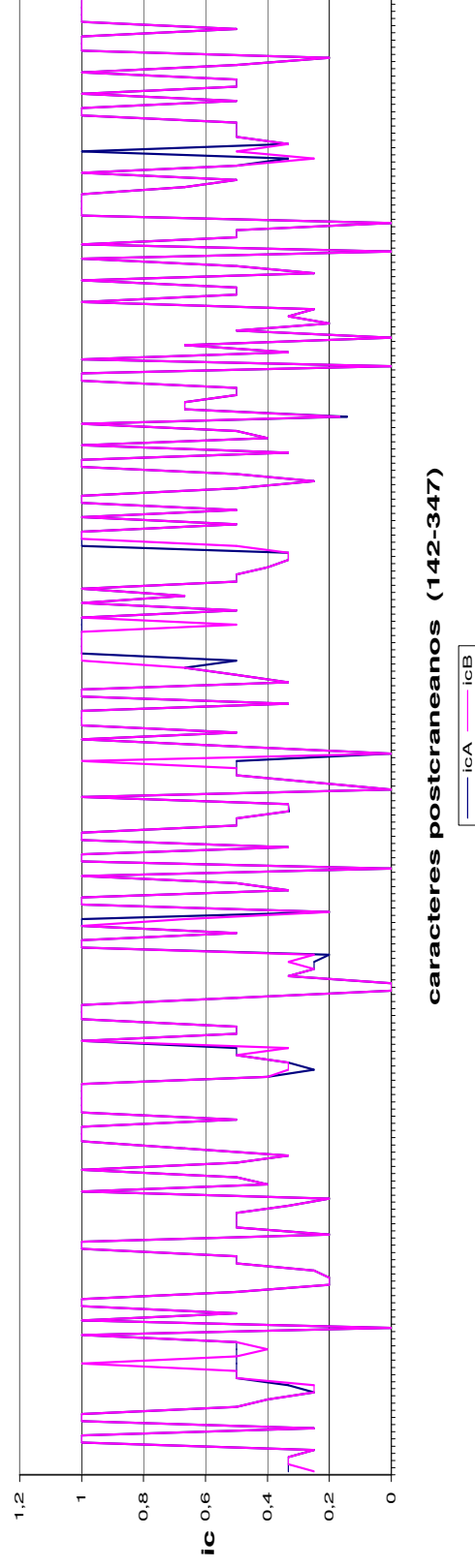


Gráfico 4.11. Gráfico de líneas que muestra el índice de consistencia de los caracteres postcraneanos de la matriz de Rauhut (2003) (arriba) y de la matriz de Smith *et al.*, (2007) (abajo), antes (icA) y después (icB) de la inclusión de caracteres neurocraneanos en el análisis.

## Conclusión

Los caracteres neurocraneos soportan únicamente la monofilia de los Theropoda y de algunos clados dentro de Theropoda (e.g. Neotheropoda, Abelisauridae y Tyrannosauridae), si bien la topología de algunos nodos y ramas no coincide con la mayoría de las hipótesis previas. Sin embargo, luego de realizar diversos tests exploratorios en los que fueron analizados los caracteres neurocraneos por separado, y luego incluidos en matrices realizadas para análisis filogenéticos previos (Rauhut, 2003; Smith *et al.*, 2007a), se concluye que los caracteres neurocraneos son congruentes con los caracteres postcraneos en la resolución de las relaciones filogenéticas de los terópodos. La suma de todos los caracteres del neurocráneo (techo, paredes y piso) resuelve más politomías que cualquiera de los subgrupos de caracteres por separado. En algunos casos, la inclusión de los caracteres neurocraneos generó la formación de algunas politomías, mientras que en otros las resolvió. La baja tasa de generación de politomías luego de la inclusión de los caracteres neurocraneos, sumada al bajo grado de variación que presenta el índice de consistencia de los caracteres individuales, indican que no se generan árboles muy diferentes, y que por lo tanto los caracteres neurocraneos son congruentes con la información previa. De todas maneras, cada situación debe ser analizada con cuidado, identificando la fuente causante de ambigüedad (generalmente **ausencia de información anatómica**). En definitiva, ciertos resultados parecen ser estables a la adición o remoción de caracteres neurocraneos, mientras que otros parecen ser inestables. Estos últimos, son por lo tanto más proclives a cambiar en el futuro, cuando más datos neurocraneos estén disponibles y sean testeados en una muestra estadísticamente más significativa de terópodos.

### 4.4.5. Comentarios sobre la distribución de caracteres neurocraneos

De los 113 caracteres neurocraneos propuestos en el análisis filogenético de la presente Tesis, no todos pudieron ser scoreados para la totalidad de los 29 taxones utilizados. Los caracteres menos informativos son los caracteres 34, 45, 44, 68, 86, 98, 110 y 112, con cerca del 50% o más de entradas faltantes, mientras que los caracteres del techo craneano (caracteres 1-29) mostraron el porcentaje de entradas

faltantes más bajo (por definición de caracteres ver en este Capítulo, sección 4.3.2) (gráfico 4.12).

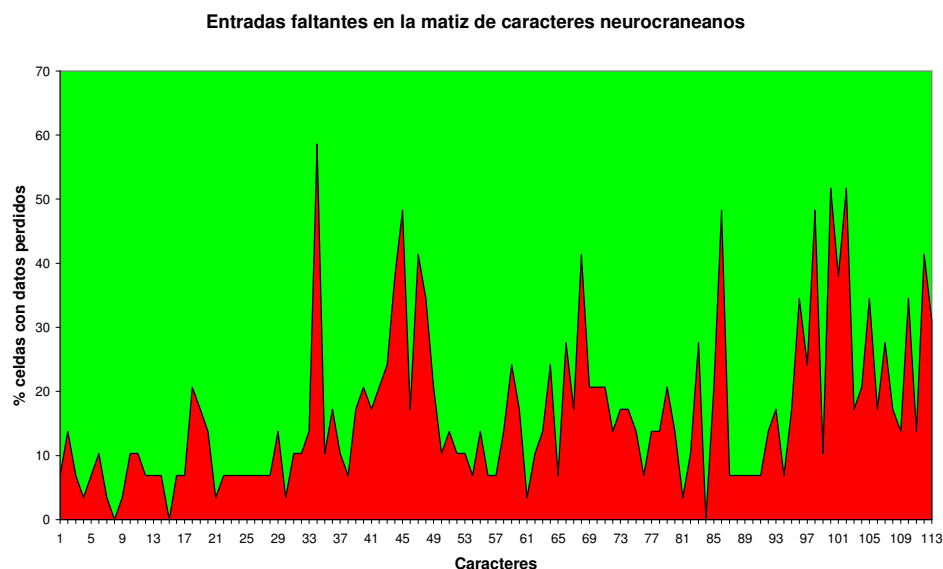


Gráfico 4.12. Gráfico que muestra el porcentaje de celdas con entradas faltantes para cada carácter de la matriz (113 caracteres X 29 taxones). El área en rojo representa las celdas vacías de la matriz, mientras que el área en verde representa las celdas con datos escreados.

El presente estudio partió bajo el supuesto de que el neurocráneo de los terópodos es el sector más conservativo del cráneo (Currie, 1997a), lo que llevaría a esperar un nivel bajo de homoplasia para estos caracteres en el análisis filogenético. La distribución de los caracteres neurocraneanos en el consenso estricto mostró, mediante la aplicación de la opción *common mapping* de optimización de caracteres (y el comando *cscorers 0/.*) del programa T.N.T (Goloboff *et al.*, 2003), que numerosos caracteres presentan cierto grado de homoplasia dentro de los Theropoda, mostrando más de dos pasos en el clado. Sin embargo, luego de ser incluidos en la matriz de Smith *et al.*, 2007a, los caracteres neurocraneanos no mostraron un número de pasos mayores que los caracteres postcraneanos (Gráfico 4.13). Los resultados de los diversos análisis exploratorios realizados en el presente Capítulo, muestran que este set de caracteres neurocraneanos no resulta en una politomía para todos los

Theropoda, sino que resuelve, si bien no en la forma convencional, las relaciones entre la mayoría de los terópodos estudiados.

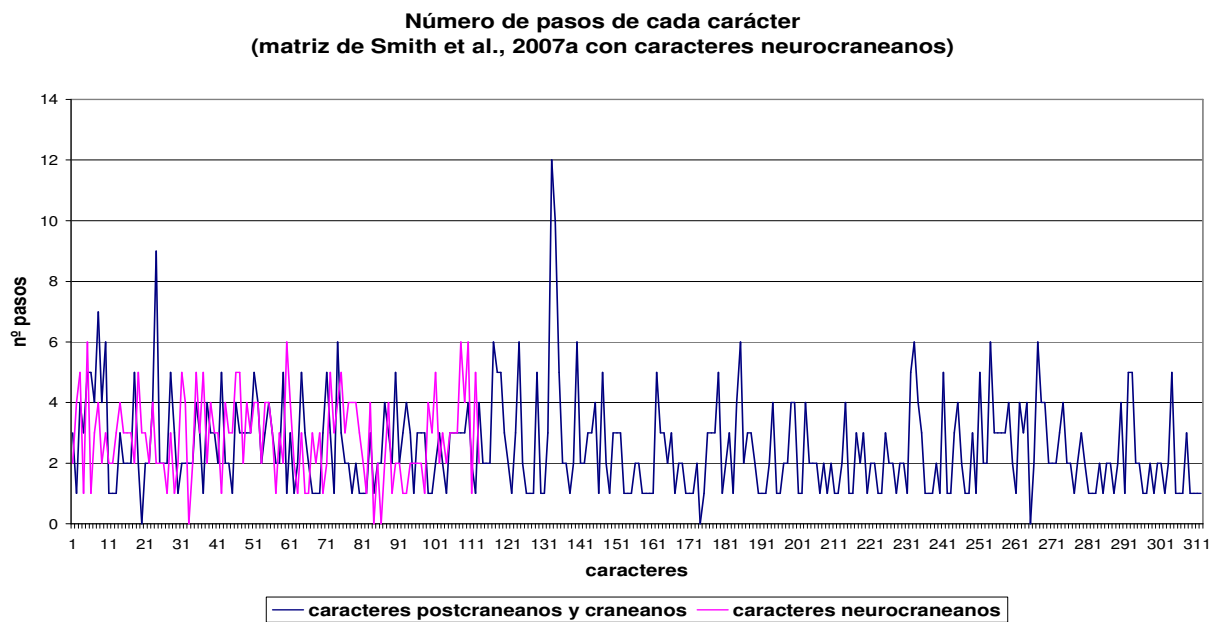


Gráfico 4.13. Gráfico que muestra el número de pasos para cada carácter (calculados con el comando cscorres 0/;) para el árbol obtenido a partir del análisis de la matriz de Smith et al., 2007a, sin los 34 caracteres neurocraneanos originalmente propuestos por los autores y 113 caracteres neurocraneanos incluidos

### Mapeo de caracteres: 5 ejemplos

A continuación, se ilustra el mapeo en el consenso estricto de 5 caracteres neurocraneanos propuestos en esta Tesis, para mostrar como ciertos estados de carácter se repiten a lo largo de la filogenia del grupo. Las convergencias y reversiones al estado plesiomórfico de los caracteres neurocraneanos, están lejos de ser explicadas, estando sus causas probablemente ligadas tanto

- Carácter 4: Disposición de la cresta nugal en vista dorsal; tres estados de carácter. Este carácter no se relaciona con el tamaño corporal. Se observa regresión al estado plesiomórfico en tres taxones (Fig. 4.46).

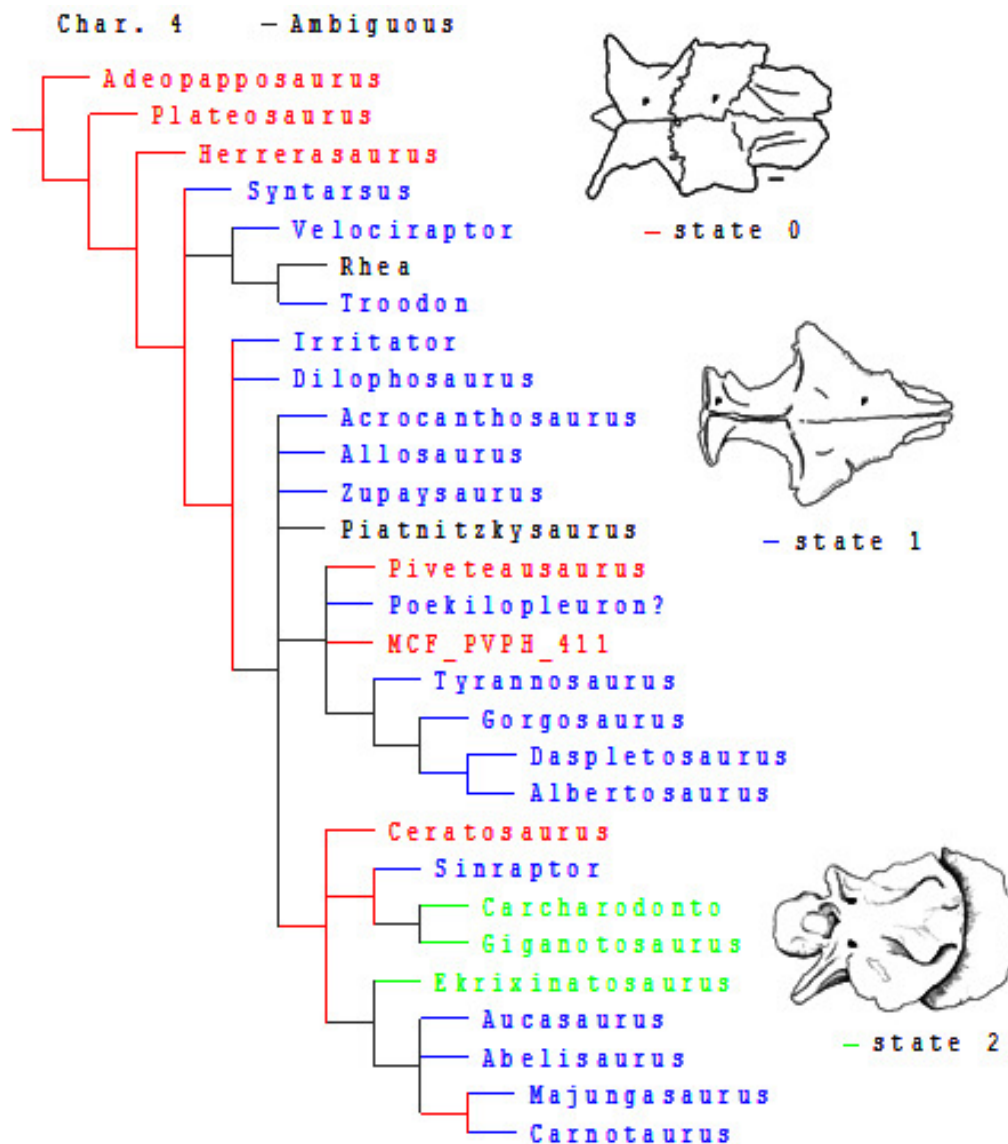


Figura 4.46. Distribución del carácter 4, *forma de la cresta nuchal en vista dorsal*, en los terópodos estudiados. Ilustraciones: Techo craneano del celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 (estado 0), *Troodon* sp. (TMP 79.08.01) (estado 1), *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1)(estado 2).

- Carácter 26: longitud del frontal por detrás del contacto con el prefrontal afectada por la fosa supratemporal, dos estados de carácter. Este carácter no está relacionado con la longitud total del frontal (e.g. *Herrerasaurus* vs. *Sinraptor*) (Fig. 4.47).

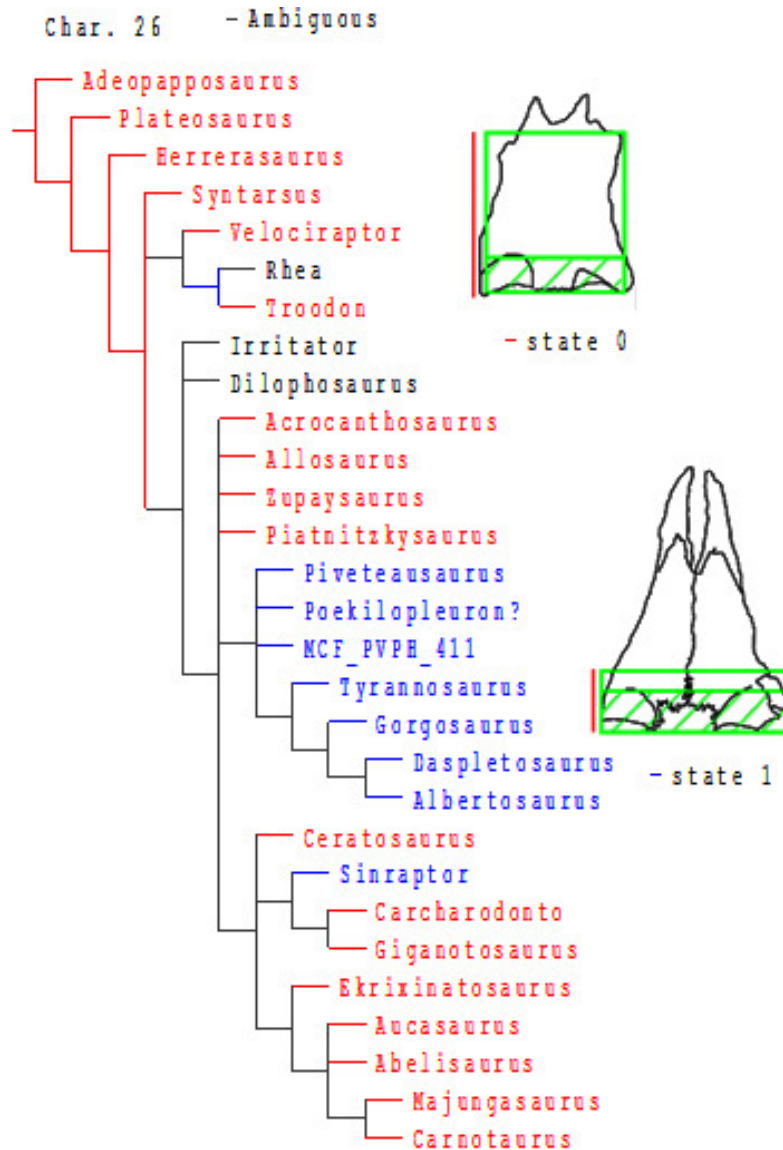


Figura 4.47. Distribución del carácter 26, *longitud del frontal por detrás del contacto con el prefrontal afectada por la fosa supratemporal*, en los terópodos estudiados. Ilustraciones: frontal en vista dorsal de *Herrerasaurus* (PVSJ 407) (estado 0) y *Sinraptor* (IVPP 10600) (estado 1).

- Carácter 53: ubicación del receso columelar con respecto al tubérculo basal y el proceso basipterigoideo; 4 estados de carácter. La ambigüedad que presenta este carácter se refleja en la figura 4.48. La reversión al estado plesiomórfico se da numerosos taxones no cercanamente relacionados, como así también la presencia de los estados más derivados. El alto nivel de homoplasia que muestra este carácter,

estaría indicando que se trata de un carácter que no estuvo sujeto a grandes presiones de selección y por ende es menos conservativo (Sobral y Langer, 2008).

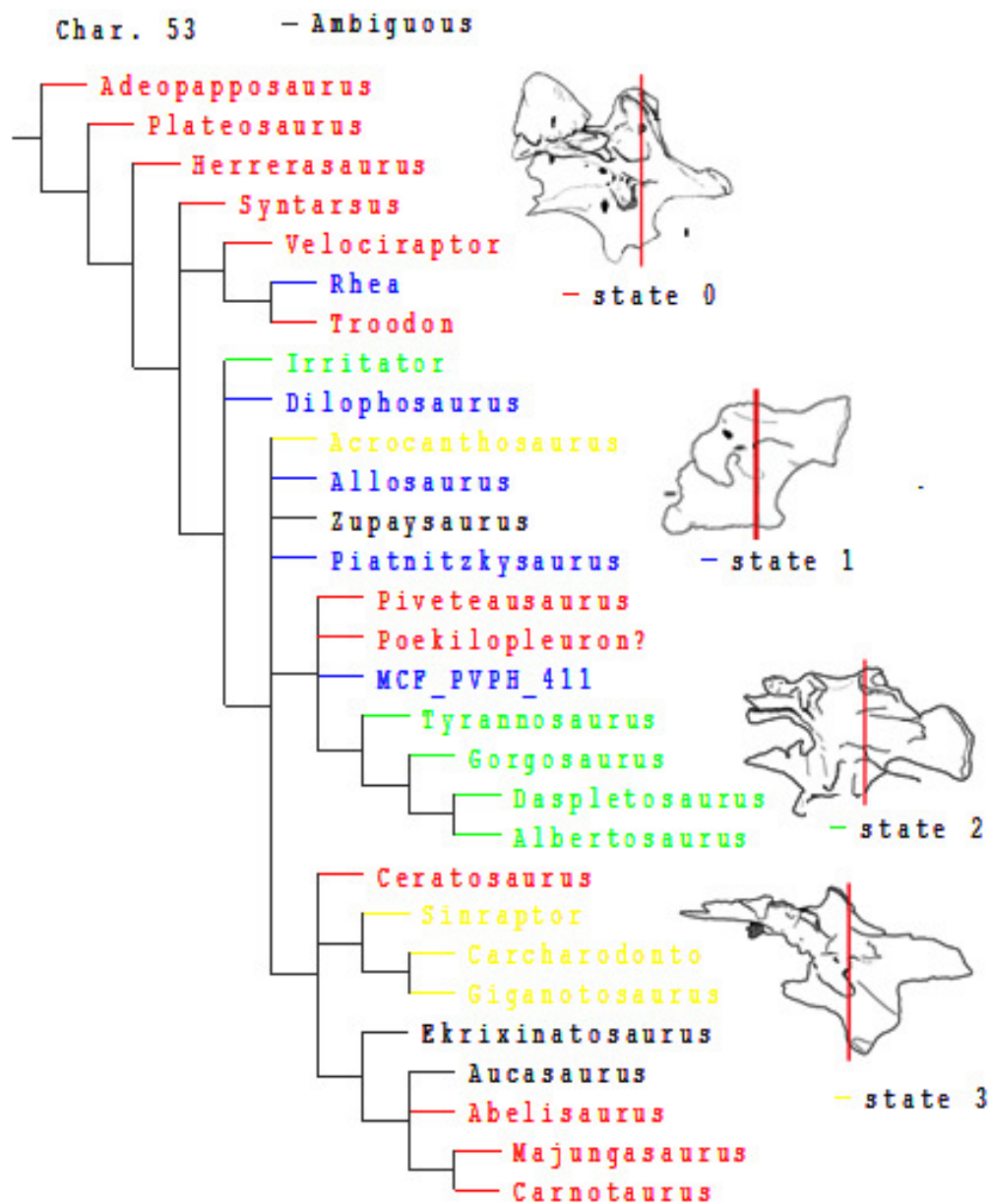


Fig. 4.48. Cladograma que muestra la distribución del carácter 53, *ubicación del receso columelar con respecto al tubérculo basal y el proceso basipterygoideo*, en los terópodos estudiados. Ilustraciones: neurocráneo en vista lateral izquierda de *Carnotaurus* (MACN-CH 894) (estado 0), *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073) (estado 1), *Albertosaurus* (TMP 81.10.01) (estado 2) y *Sinraptor* (IVPP 10600) (estado 3).

- Carácter 93: presencia y grado de desarrollo del receso subselar; tres estados de carácter. La optimización de este carácter es altamente ambigua (Fig. 4.49). La reversión al estado plesiomórfico se observa en tres taxones.

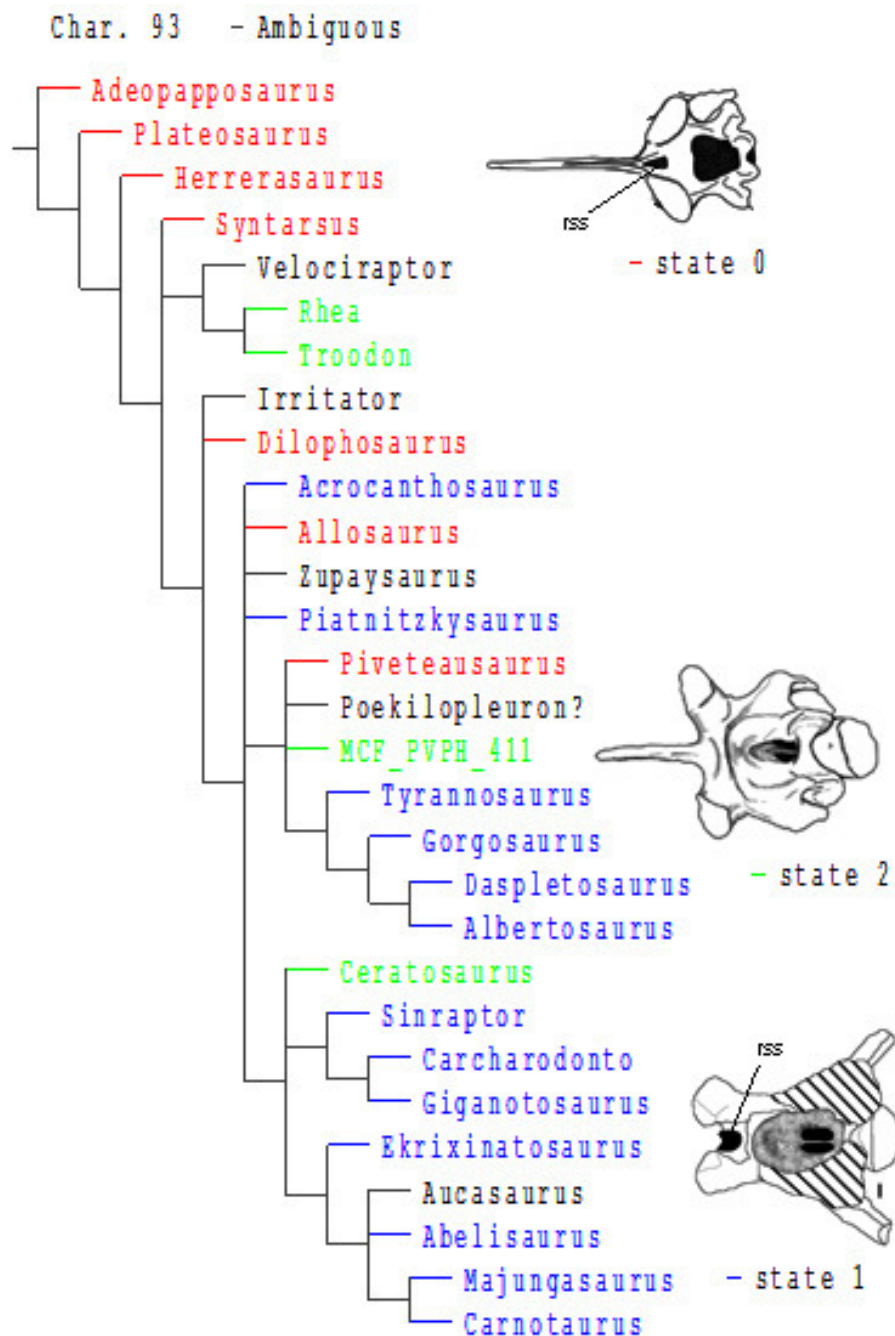


Fig. 4.49. Cladograma que muestra la distribución del carácter 93, *desarrollo del receso subselar*, en los terópodos estudiados. Ilustraciones: basicráneo en vista ventral de *Allosaurus* (UUVP5961) (estado 0), *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073) (estado 1) y el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 (estado 2).



- Carácter 111: ubicación del foramen craneano V en relación al proceso basipterigoideo; tres estados de carácter. Al igual que los dos últimos caracteres, la optimización de este es altamente ambigua (Fig. 4.50). Se observa reversión al estado plesiomórfico en numerosos taxones, no cercanamente relacionados entre sí. Este carácter probablemente no sea independiente del grado de desarrollo ventral del basiesfenoides.

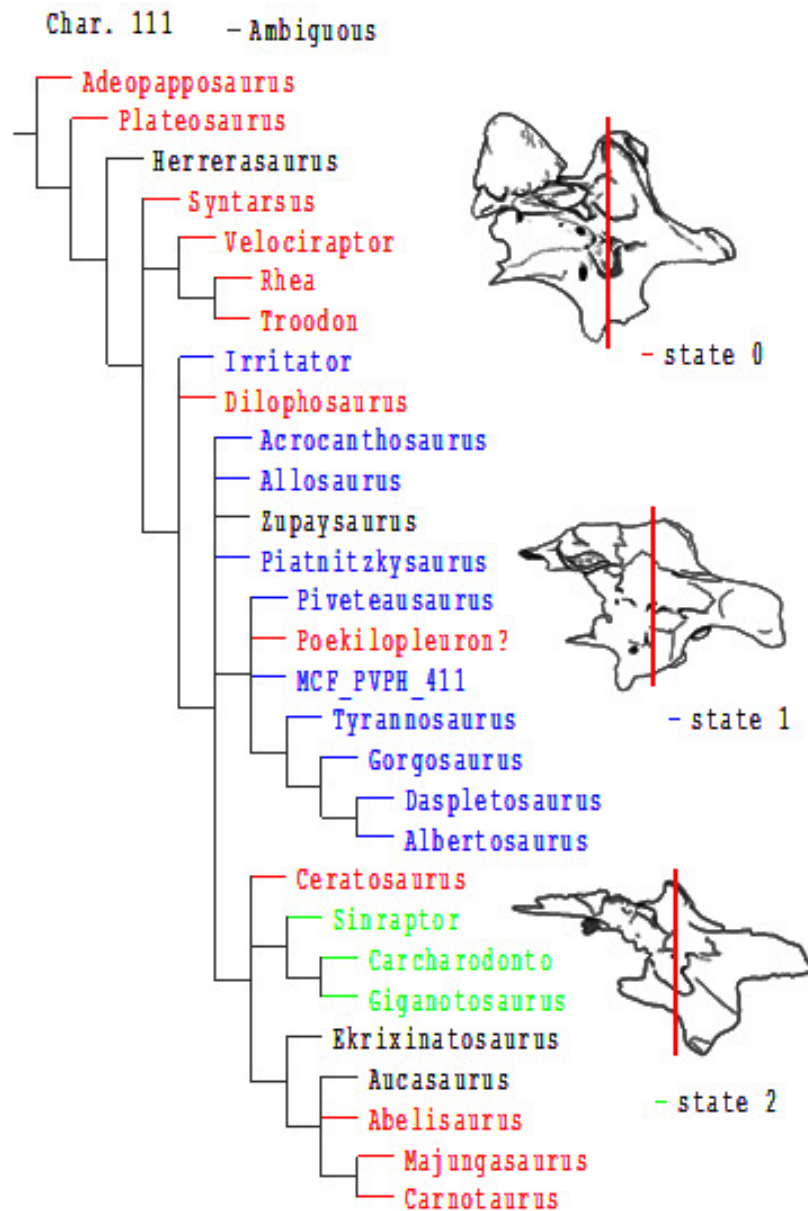


Fig. 4.50. Cladograma que muestra la distribución del carácter 111, *ubicación del foramen craneano V en relación al proceso basipterigoideo*, en los terópodos estudiados. Ilustraciones: neurocráneo en vista lateral izquierda de *Carnotaurus* (estado 0), celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 (estado 1) y *Sinraptor* (estado 2).

Matriz de caracteres neurocraneanos

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0
<i>Adeopapposaurus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plateosaurus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Herrerasaurus</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>MCF-PVPH 411</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1
<i>Carnotaurus</i>	2	0	1	1	1	0	0	1	2	1	1	2	0	2	1	0	1	1	1	1
<i>Abelisaurus</i>	2	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	2	0	1	1	0	1	1	1	1
<i>Aucasaurus</i>	2	1	1	1	?	0	0	1	1	1	1	2	0	1	1	0	1	1	?	1
<i>Piatnitzkysaurus</i>	1	0	?	?	?	?	1	0	0	?	?	0	0	0	0	0	0	?	?	1
<i>Giganotosaurus</i>	2	1	1	2	0	1	0	1	0	2	0	1	2	0	0	1	1	0	1	1
<i>Sinraptor</i>	0	0	1	1	0	1	0	1	0	2	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0
<i>Gorgosaurus</i>	1	1	1	1	1	2	1	0	0	1	1	2	0	0	1	0	1	1	1	2
<i>Albertosaurus</i>	1	1	1	1	1	2	1	0	0	1	1	2	0	0	1	0	1	1	1	2
<i>Daspletosaurus</i>	1	1	1	1	1	2	1	0	0	1	1	0	2	0	0	1	1	1	1	2
<i>Tyrannosaurus</i>	1	0	1	1	1	2	1	0	0	1	1	2	0	0	1	1	1	1	1	2
<i>Troodon</i>	0	0	1	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	0	2	1	0	2	1
<i>Zupaysaurus</i>	2	0	1	1	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Ceratosaurus</i>	?	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?
<i>Allosaurus</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Acrocanthosaurus</i>	0	1	?	1	1	1	0	0	2	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1
<i>Poekilopleuron?</i>	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
<i>Rhea</i>	0	0	1	-	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	1	1	2
<i>Syntarsus</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Velociraptor</i>	0	?	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	2	0	1	2
<i>Dilophosaurus</i>	?	?	?	1	0	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Piveteausaurus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	?
<i>Irritator</i>	0	?	0	1	0	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Carcharodontosaurus</i>	2	?	1	2	0	1	0	1	0	2	0	1	2	0	0	1	0	1	1	1
<i>Majungasaurus</i>	2	?	0	1	1	0	0	1	2	1	1	1	2	0	2	1	0	1	1	1
<i>Elxrinatosaurus</i>	2	0	0	2	1	0	0	1	1	1	1	1	2	0	0	1	0	1	1	1

[illegible]

	6	6	6	6	6	6	6	6	6	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
--	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113
<i>Adeopapposaurus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	0	?	0	0	0	0	0	0	0	?	0
<i>Plateosaurus</i>	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	0	0	?	0	0	?	?	0	0	?	0	0	0
<i>Herrerasaurus</i>	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?
<i>MCF-PVPH 411</i>	1	1	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	2	1	1	0	0	0	1	1	1	0
<i>Carnotaurus</i>	0	0	1	0	1	?	1	?	1	1	1	1	1	2	0	1	?	1	0	0	0	0	0
<i>Abelisaurus</i>	0	0	1	0	1	1	1	0	1	?	?	?	0	2	0	1	1	0	1	?	0	0	0
<i>Aucasaurus</i>	0	?	?	?	?	1	?	0	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	1	?	?	?	?
<i>Piatnitzkysaurus</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	1	?	?	?	?	?	0	0	0	1	1	1	1	?	?
<i>Giganotosaurus</i>	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	2	0	0	1	1	1	0	0	2	0	1
<i>Sinraptor</i>	1	0	1	1	1	1	1	?	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	2	1	1
<i>Gorgosaurus</i>	1	0	1	1	0	1	1	?	1	?	0	?	1	2	?	2	1	0	0	0	1	1	?
<i>Albertosaurus</i>	1	0	1	0	0	?	1	?	1	?	0	0	1	2	?	?	1	0	?	?	1	1	?
<i>Daspletosaurus</i>	1	0/1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	2	0	2	1	0	1	0	1	1	0
<i>Tyrannosaurus</i>	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	2	0	2	1	0	1	0	1	?	0
<i>Troodon</i>	0	0	2	0	1	1	1	1	0	?	?	?	0	2	1	1	1	2	0	0	0	0	0
<i>Zupaysaurus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ceratosaurus</i>	0	0	2	0	?	?	?	1	?	?	1	?	1	0	?	1	?	?	0	?	0	0	?
<i>Allosaurus</i>	1	1	0	0	1	?	1	?	1	0	0	0	0	2	?	0	1	0	1	0	1	0	0
<i>Acrocanthosaurus</i>	0	?	1	0	1	?	1	0	1	1	1	1	0	2	?	0	?	1	?	?	1	0	0
<i>Poekilopleuron?</i>	0	0	?	0	?	0	1	?	1	?	?	?	0	1	1	0	1	0	0	1	0	?	?
<i>Rhea</i>	0	0	2	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Syntarsus</i>	0/1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	0	?	0	0	0	0	1	0	-	0	0	?	1
<i>Velociraptor</i>	0	?	?	1	1	0	1	1	1	?	?	?	1	0	1	1	1	0	1	0	0	?	0
<i>Dilophosaurus</i>	1	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	1	0	0	?	?	?
<i>Piveteausaurus</i>	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	0	0	1	2	?	?	1	1	0	1	1	?	0
<i>Irritator</i>	1	0	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	0	2	?	?	0	1	-	?	1	0	0
<i>Carcharodontosaurus</i>	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	2	0	0	1	1	1	0	0	2	0	1
<i>Majungasaurus</i>	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	2	0	1	0	1	1	1	0	0	0
<i>Ekrixinatosaurus</i>	?	0	1	0	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

## **5. DISCUSIÓN, SÍNTESIS Y RESULTADOS**

### **5.1. Análisis comparado de caracteres neurocraneanos: Variabilidad en el neurocráneo de los Theropoda**

A continuación se discutirá el neurocráneo de los terópodos como unidad morfofuncional dentro de los Saurischia y su diferenciación estructural básica del neurocráneo de los saurópodos. El neurocráneo de los saurópodos está altamente modificado y se muestra más derivado con respecto al neurocráneo de los terópodos (Wilson, 2002). En segundo lugar, se discutirá la variabilidad del neurocráneo dentro del clado Theropoda desde un punto de vista evolutivo, adaptativo y funcional, para finalmente definir los neurocráneos de los terópodos estudiados en esta Tesis en base a sus características más notables y las autapomorfias neurocraneanas (cuando las hubiera).

#### **5.1.1. Caracterización del neurocráneo de los Theropoda y principales diferencias con el neurocráneo de los Sauropoda**

Aisladamente, muchas de las características neurocraneanas que varían entre los diversos terópodos (e.g. variación en el número de forámenes en el exoccipital para el nervio craneano XII y su posición relativa con respecto al foramen metótico) están presentes en el neurocráneo de otros dinosaurios, por lo que no representan sinapomorfias para los Theropoda. Sin embargo, si bien fragmentos muy pequeños del neurocráneo de un dinosaurio pueden no ser taxonómicamente informativos a determinado nivel (e.g. específico o genérico), el conjunto de características neurocraneanas de los Theropoda es altamente representativo del grupo. De esta manera, incluso contando solo con sectores aislados de un neurocráneo de dinosaurio saurisquio (e.g. el techo craneano, una pared lateral o simplemente el basicráneo), es posible determinar, en la mayoría de los casos, si el fragmento pertenece o no a un ejemplar de terópodo siempre y cuando se cuente con un conjunto mínimo de datos. Identificar las características propias del neurocráneo de los saurópodos permite reconocer, a la inversa, una serie de características que son propias para los

terópodos, por lo que un estudio comparativo entre ambos grupos fue esencial para el reconocimiento de dichas diferencias. Las sinapomorfias que caracterizan el neurocráneo del clado Sauropoda según el análisis filogenético realizado por Wilson y Sereno (1998), y las características neurocraneanas indicadas para el grupo por Wilson (2002), pueden verse junto con la situación antagónica para los Theropoda en la tabla 5.1. Los neurocráneos de los saurópodos argentinos estudiados en el contexto de esta Tesis (ver tabla 2.2), corresponden al dicraeosáurido *Amargasaurus cazaui* y a los titanosáuridos *Antarctosaurus wichmannianus*, *Bonatitan reigi* y *Saltasaurus loricatus*, incluyendo varios ejemplares asignados a Titanosauridae (Calvo y González-Riga, 2004; Calvo y Kellner, 2006; García *et al.*, en prensa; Filippi y Garrido, 2006; Paulina Carabajal y Salgado, 2007; Paulina Carabajal *et al.*, 2008).

En cuanto al clado de los Theropoda, históricamente muy pocas características neurocraneanas fueron consideradas en análisis filogenéticos (ver Capítulo 4, sección 4.3.2) y prácticamente ninguna fue considerada como diagnóstica del clado. Chatterjee (1993), ya había hecho referencia a una serie de características propias del neurocráneo de los terópodos: 1) **el cerebelo se dorsaliza desplazando a los lóbulos ópticos ventralmente** [nota: esto ocurre solamente en maniraptoriformes], 2) **lateroesfenoides con procesos postorbitales transversos**, 3) **presencia de receso flocular bien desarrollado** y 4) **presencia de un receso timpánico posterior** [nota: (= receso timpánico caudal de Witmer, 1997), el receso timpánico caudal no se desarrolla en la mayoría de los terópodos, si bien no se conoce para ningún saurópodo]. Una serie mayor de características neurocraneanas propias de la mayoría de los terópodos surge a partir de la comparación con el neurocráneo de los saurópodos mencionados arriba, como también a partir de información tomada de estudios centrados tanto en la anatomía (e.g. Calvo y Kellner, 2006; Curry Rogers y Forster, 2004; García *et al.*, en prensa; Paulina Carabajal y Salgado, 2007; Paulina Carabajal *et al.*, 2008; Powell, 2003; Tidwell y Carpenter, 2003; Wilson, 2005) como en la filogenia (e.g. Wilson, 2002; Wilson y Sereno, 1998) de los saurópodos. Dichas diferencias se listan a continuación:

**Tabla 5.1. Principales diferencias en el neurocráneo de los Saurischia**

	<b>THEROPODA</b>	<b>SAUROPODA</b>
1	Región supratemporal del neurocráneo anteroposteriormente alargado.	Región supratemporal del neurocráneo anteroposteriormente acortado (Wilson y Sereno, 1998).
2	Fosas supratemporales visibles en vista dorsal (excepto en <i>Giganotosaurus</i> ).	Fosa supratemporal ampliamente expuesta lateralmente (Wilson y Sereno, 1998).
3	Eje mayor de la fenestra supratemporal orientado anteroposteriormente u oblicuamente pero no transversalmente.	Eje mayor de la fenestra supratemporal orientado transversalmente (excepto en <i>Shunosaurus</i> ) (Wilson y Sereno, 1998)
4	El frontal participa de la formación de la fosa supratemporal.	Frontal excluido de la formación de la fosa supratemporal ( <i>Omeisaurus</i> + Neosauropoda) (Wilson y Sereno, 1998).
5	El proceso paraoccipital se proyecta posterolateralmente y no transversalmente (excepto en ornitomímidos y oviraptóridos).	Región occipital plana con procesos paraoccipitales transversales. Presencia de un contacto basiesfenoides-cuadrado (Wilson, 2002).
6	Sutura interfrontal puede ser visible en adultos.	Fusión de los frontales en el adulto (Wilson, 2002).
7	Frontal más largo que ancho.	Frontal más ancho que largo (Wilson, 2002).
8	Ausencia de foramen postparietal.	Presencia de un foramen postparietal (Wilson, 2002).
9	El ancho transversal de la barra sagital separando las fosas supratemporales nunca es mayor que el largo del parietal.	Barra sagital separando las fosas supratemporales más desarrollada transversalmente que anteroposteriormente (Wilson, 2002).
10	Desarrollo dorsal del supraoccipital supera la altura del foramen magno.	Desarrollo dorsal del supraoccipital no supera la altura del foramen magno (Wilson, 2002).
11	Cresta preótica posteroventralmente desarrollada.	Cresta preótica expande lateralmente (Wilson, 2002).
12	Procesos basipterigoideos cortos y divergentes (paralelos en algunos casos).	Procesos basipterigoideos largos y paralelos (Wilson, 2002).
13	Procesos basipterigoideos forman un ángulo mayor a 45° con el techo craneano.	Procesos basipterigoideos que forman un ángulo de aproximadamente 45° con el techo del cráneo (Wilson, 2002).
14	Presencia de un receso flocular bien desarrollado (Chatterjee, 1993).	Ausencia del receso flocular.

Continúa en la siguiente página.



Tabla 5.1

	<b>THEROPODA</b>	<b>SAUROPODA</b>
15	Flexura pontina bien marcada en el piso de la fosa medular.	Piso de la fosa medular básicamente horizontal.
16	<i>Dorsum sellae</i> bajo, formado solo por el basiesfenoides (excepto en algunos Coelophysoidea).	<i>Dorsum sellae</i> alto, formado por basiesfenoides y lateroesfenoides (este emite una proyección medial que toca su contraparte sobre la línea media).
17	Ausencia de “pilares” en las paredes internas del neurocráneo, que son delgadas y no presentan un surco entre el proótico y el lateroesfenoides.	El lateroesfenoides desarrolla medialmente un refuerzo medial (“pilar”) de la pared del neurocráneo, marcadamente separado del proótico (Paulina Carabajal <i>et al.</i> , 2008).
18	Cavidad endocraneana axialmente alongada y transversalmente comprimida.	Cavidad endocraneana globosa, baja y transversalmente ancha.
19	Lateroesfenoides con procesos postorbitales transversos (Chatterjee, 1993).	Lateroesfenoides con procesos postorbitales proyectados posterolateralmente.
20	Desarrollo de algún receso neumático: recesos timpánicos caudal y/o lateral, subselar, basiesfenoidal, basipterigoideo (modificado de Chatterjee, 1993).	Ausencia de recesos neumáticos timpánicos, basiesfenoidal, subselar, y receso basipterigoideo.
21	Tubérculos basales y procesos basipterigoideos anteroposteriormente separados entre sí (excepto en espinosáuridos).	Tubérculos basales y procesos basipterigoideos adyacentes, no separados anteroposteriormente por el basiesfenoides.
22	La carótida interna atraviesa el basiesfenoides lateralmente, por un foramen ubicado por detrás de la cresta preótica ( <i>preotic pendant</i> ).	La carótida interna atraviesa el basiesfenoides ventromedialmente, por un foramen ubicado sobre la cara medial del proceso basipterigoideo.
23	Foramen metótico pequeño y circular, visible solo en vista posterior del neurocráneo, con algunas excepciones (e.g. celofisoideos y espinosáuridos).	Foramen metótico grande y en forma de ojo. Abre sobre la cara lateral del neurocráneo, en íntima relación con el receso columelar y en cercanías de la ventana oval.
24	La <i>crista tuberalis</i> está bien desarrollada posterolateralmente, por lo que en vista posterior impide la observación de las estructuras de la cara lateral del neurocráneo y viceversa.	La <i>crista tuberalis</i> no se desarrolla en continuidad con el borde ventral del proceso paraoccipital separando las caras lateral y occipital del neurocráneo.
25	Cavidad del tracto olfatorio, larga.	Cavidad del tracto olfatorio, corta.
26	Fosa pituitaria longitudinalmente corta, globosa y proyectada centralmente.	Fosa pituitaria larga, cilíndrica y proyectada posteroventralmente.

### Endocráneo

El neurocráneo de los saurópodos es axialmente corto y dorsoventralmente deprimido, situación que se refleja en el endocráneo que presenta además una morfología globosa. El endocráneo de los terópodos es axialmente alargado y lateralmente comprimido. Las **características endocraneanas** que varían de forma más notable entre ambos grupos son las siguientes:

1) **Presencia del receso flocular.** En los terópodos el receso flocular se desarrolla sobre la cara anterior de la eminencia vestibular. Este receso también está presente (aunque relativamente menos desarrollado) en los prosaurópodos (e.g. *Adeopapposaurus* sp. (PVSJ 568; Martínez en prensa), *Plateosaurus* sp. (Galton, 1984, 1985a) y *Massospondylus* sp. (Gow, 1990)). La variación en el desarrollo relativo del receso flocular entre los terópodos se discutirá mas adelante. En los saurópodos no se desarrolla un receso flocular, si bien en su lugar se ha mencionado la presencia de un área circular atravesada por numerosos forámenes de muy poco diámetro que evidencian la estrecha relación entre esa parte del cerebelo y el laberinto del oído interno (Paulina Carabajal, *et al.*, 2008). Galton y Knoll (2006) mencionan la presencia de un receso flocular en el neurocráneo de un posible saurópodo, pero como ese material es muy fragmentario y por ende la información es ambigua, no es considerado aquí como una excepción. En los saurisquios, la presencia y grado de desarrollo del receso flocular parece estar directamente relacionada con el grado de bipedalismo. Sin embargo, para determinar esto de forma más conclusiva, un estudio que incluya al resto de los Dinosauria debe ser realizado, en cuyo caso se esperaría encontrar el receso flocular en el endocráneo de los ornitisquios bípedos o bípedos ocasionales (e.g. Hadrosauridae, Pachycephalosauria) y su ausencia en los cuadrúpedos (e.g. Ankylosauria, Ceratopsia).

2) **Piso de la fosa medular y *dorsum sellae*.** En los terópodos, el piso de la fosa medular (desde el foramen magno hasta el *dorsum sellae*), si bien es horizontal posteriormente, se proyecta anterodorsalmente anteriormente, en mayor o menor grado dependiendo del taxón. Esta inflexión en el piso de la cavidad endocraneana se corresponde con la *flexura pontina* en el molde endocraneano, que marca la separación entre la parte posterior y la parte media del encéfalo (Larsson, 2001). En

los saurópodos, en cambio, el piso de la cavidad es básicamente horizontal, si bien el *dorsum sellae* es alto, formando una pared delgada y transversal que se proyecta dorsalmente hacia la cavidad endocraneana, por encima del nivel del piso de la fosa medular. Este puente óseo transversal está integrado tanto por el basiesfenoides como por el lateroesfenoides de cada lado, el cual emite una proyección medial que toca su contraparte sobre la línea media participando dorsalmente en la formación del *dorsum sellae*. Entre los terópodos, solo se menciona la presencia de un contacto medial entre los proóticos (y no del lateroesfenoides) formando un puente transversal fusionado al *dorsum sellae* para el celofisoideo *Syntarsus kayentakatae* (Tykoski, 1998). Una situación similar a la de *Syntarsus*, fue mencionada para individuos adultos del prosaurópodo *Massospondylus* (Gow, 1990), por lo que la ausencia de un contacto medial entre los elementos de la pared lateral del neurocráneo probablemente es un carácter derivado para la mayoría de los terópodos. En todos los terópodos estudiados, el piso de la fosa medular está formado únicamente por el basioccipital y el basiesfenoides, y no hay contactos mediales entre los elementos de la pared lateral del neurocráneo (proóticos y lateroesfenoides). En cuanto a la altura del *dorsum sellae*, la significancia del desarrollo dorsal de esta estructura es poco clara. En dicinodontes (Synapsida) el desarrollo dorsal del *dorsum sellae* se ha relacionado directamente con un aumento del tamaño de la hipófisis o glándula pituitaria (Surkov y Benton, 2004), y este podría ser el caso para los saurópodos.

3) En los titanosáuridos con los neurocráneos de mayores proporciones, el lateroesfenoides desarrolla endocranealmente lo que aparentemente sería un **refuerzo columnar de la pared lateral del neurocráneo** (Paulina Carabajal *et al.*, 2008 y García *et al.*, en prensa) claramente separado del proótico, situación que no se observa en ninguno de los terópodos estudiados. Incluso en los ejemplares de Sauropoda en los que no se desarrolla un refuerzo de forma columnar (e.g. *Saltasaurus*, *Bonatitan*), se genera de todas formas un profundo surco vertical que separa claramente el lateroesfenoides del proótico. El contacto entre ambos elementos en la pared lateral del neurocráneo es una superficie transversal y prácticamente lisa, lo que genera de alguna manera un **plano de debilidad** en el neurocráneo que separa el lateroesfenoides de la eminencia vestibular, por lo que es frecuente encontrarlos fracturados en ese punto (e.g. MCF-PVPH 765; MGPIFD-GR

118). En los terópodos, las paredes laterales del neurocráneo son relativamente mucho más delgadas y lisas, y el proótico y el lateroesfenoides contactan mediante una sutura interdigitada que se pierde con el tiempo por fusión.

4) **La fosa pituitaria** en los terópodos es una cavidad globosa que **se proyecta verticalmente** desde el piso del endocráneo (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, Fig. 3.44; *Acrocanthosaurus* (Franzosa y Rowe, 2005, fig. 2B, pág. 861); *Carcharodontosaurus* (Larsson, 2001, fig. 3.1B, pág. 21)), relativamente más corta que en los saurópodos. En los saurópodos la fosa pituitaria es una cavidad generalmente cilíndrica, más larga que ancha, que se proyecta posteroventralmente dentro del basiesfenoides (e.g. *Bonatitan*, *Diplodocus* (Galton, 19, fig. 7U, pág. 132); Titanosauridae indet. MPCA-PV 80 y MGPIFD-GR 118).

### 5.1.2. Variaciones en el neurocráneo de los Theropoda

En un nivel estructural básico, se observa una gran similitud en el neurocráneo de todos los terópodos, excepto por los neurocráneos altamente modificados que presentan algunos de los taxones más derivados (e.g. Oviraptorosauria). Descartando la ornamentación que pudiera presentar el techo craneano, el neurocráneo de los terópodos no maniraptores se muestra a su vez bastante conservativo en relación a los prosaurópodos, por lo que su morfología puede tratarse de forma generalizada. Se trata en la mayoría de los casos, de neurocráneos axialmente desarrollados, excepto en los espinosáuridos (e.g. *Irritator*: Sues *et al.*, 2002), terópodos que presentan neurocráneos extremadamente cortos axialmente. El desarrollo dorsoventral (o altura) del neurocráneo tiende a variar en correlación con el grado de desarrollo dorsoventral del basicráneo, que puede ser muy bajo (e.g. *Herrerasaurus*), o muy alto (e.g. abelisáuridos, tiranosáuridos). Esta morfología básica del neurocráneo, sobre todo en los ejemplares de menor tamaño, es similar a la que presentan los prosaurópodos, a la vez que difiere significativamente de la observada en los saurópodos, los cuales presentan en contraste un neurocráneo más desarrollado transversalmente que axialmente.

Como fuera mencionado anteriormente, dentro del linaje de los terópodos los neurocráneos más modificados corresponden a los de algunos maniraptores. Esta situación responde en parte al aumento relativo del tamaño de la cavidad encefálica que marcó la tendencia en el grupo hacia el desarrollo del cerebro aviano (Larsson *et al.*, 2000), y que concuerda con el incremento gradual que se dio principalmente en los hemisferios cerebrales, durante la historia evolutiva de los reptiles (Hopson, 1979, 1980; Larsson, 2001; Larsson *et al.*, 2000). En los maniraptoriformes, se considera que el encéfalo ocupaba la totalidad de la cavidad endocraneana (Osmólska, 2004), a diferencia del resto de los terópodos no avianos, en los cuales la cavidad endocraneana no estaría reflejando el volumen real del mismo (Hopson, 1979, 1980). En troodontidos y dromeosáuridos, a pesar del evidente aumento de los hemisferios cerebrales aún se vislumbra la morfología del neurocráneo presente en la mayoría de los terópodos, mientras que los oviraptorosaurios presentan un neurocráneo altamente modificado, producto no solo del aumento de la capacidad encefálica, sino también de la neumaticidad que presenta todo el cráneo. Los oviraptóridos tienen neurocráneos altos y longitudinalmente cortos, relativamente más globosos y altamente neumáticos, mostrando numerosas aberturas y fenestras sobre la cara lateral del neurocráneo que no están presentes en otros terópodos (Barsbold, 1986, 1988, 1997; Kursanov, 1985; Maryanska, *et al.*, 2002; Osmólska, 1976; Sues, 1997; Osmólska *et al.*, 2004). El techo craneano de estos terópodos, sobre todo el sector posterior, presenta algunas características presentes en el cráneo aviano, como son por ejemplo que los frontales participan mínimamente en la formación del margen anterior de las fosas supratemporales y el parietal (globoso) está posteroventralmente inclinado. La extremada longitud del parietal, que puede ser igual o mayor que la del frontal, es una característica diagnóstica para este grupo (Osmólska *et al.*, 2004; Rahut, 2003).

#### **5.1.2.1 Variabilidad en la composición y forma del cóndilo occipital.**

En la mayoría de los terópodos el cóndilo occipital está formado tanto por el basioccipital como por los exoccipitales, si bien la proporción de estos últimos es menor, restringiéndose al sector laterodorsal del cóndilo. El grado de participación de los exoccipitales varía en los diversos taxones, siendo apenas una proyección

dorsolateral (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411), o formando un importante sector de la superficie articular (e.g. *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073) y en tiranosáuridos). Ambos exoccipitales pueden a su vez estar alejados o muy cerca entre sí sobre la línea media, casi excluyendo al basioccipital del borde dorsal del cóndilo (e.g. *Sinraptor dongi* (IVPP 10600)). En muchos terópodos, no se observan suturas entre el basioccipital y los exoccipitales sobre la superficie del cóndilo occipital, indicando que se trata de individuos adultos, como en todos los abelisauroideos estudiados (e.g. *Abelisaurus*, *Aucasaurus*, *Carnotaurus*, *Ekrixinatosaurus* e *Ilokelesia*). Tanto el acercamiento de los exoccipitales a la línea media sobre la superficie del cóndilo, como el mayor grado de fusión entre los elementos parecen ser resultado del desarrollo ontogenético del animal, por lo que no convendría utilizarlo como un carácter de importancia taxonómica.

La forma casi circular del cóndilo en vista posterior del neurocráneo (que deriva de una estructura de forma semiesférica), como la presente en abelisauroideos y tiranosáuridos, es característica de aquellos terópodos que presentan el cráneo asociado a un cuello extendido, como fuera propuesto para *Acrocanthosaurus* (Currie y Carpenter, 2000). Por ejemplo, en *Nanotyrannus* (TMP 90.137.1 calco de CMPH 7541), la forma triangular del cóndilo sugiere que los movimientos laterales eran mas extensos cuando la cabeza estaba extendida de forma alineada con el cuello y éste estaba flexionado (Bakker *et al.*, 1988). En *Giganotosaurus*, la depresión dorsoventral del cóndilo le otorga forma de “lenteja” (Coria y Currie, 2002), morfología que favorecía los movimientos laterales de la cabeza sobre los dorsoventrales, a diferencia de los amplios movimientos dorsoventrales y laterales de la cabeza de los grandes tiranosáuridos, como *Tyrannosaurus* (Snively, 2006).

#### **5.1.2.2 Relación entre el ancho del foramen magno y el cóndilo occipital, y su significancia en análisis filogenéticos**

La relación foramen magno/cóndilo occipital es utilizada, aparentemente con buenos resultados, para estimar tanto el tamaño del cráneo como el tamaño corporal en algunos grupos de dinosaurios (Anderson, 1999). En los distintos grupos de terópodos se observa una amplia gama de posibilidades, en las que el cóndilo

occipital puede ser menor, igual o mayor que el foramen magno. En el oviraptórido *Avimimus* (Kursanov, 1985) y en los terópodos avianos, la relación foramen magno/cóndilo occipital es de 3:1. En contraste, en el resto de los terópodos no avianos, dicha relación es mucho menor a 3:1. Un cóndilo occipital de menor o igual tamaño que el foramen magno es característico de terópodos pequeños (Kirkland *et al.*, 2006), como por ejemplo en *Troodon* y solamente en los terópodos de grandes dimensiones el cóndilo es mayor que el foramen magno (Currie y Zhao, 1993b) (e.g. *Piatnitzkysaurus*, *Carnotaurus*, *Allosaurus*, *Sinraptor*), superando incluso varias veces su tamaño (e.g. *Tyrannosaurus*, *Giganotosaurus*). Si bien la relación cóndilo occipital/foramen magno es un carácter que ha sido utilizado en análisis filogenéticos de grupos particulares de terópodos (Maryanska *et al.*, 2002), no fue considerada en el presente estudio, ya que el carácter no sería independiente del tamaño corporal, como muestra la recta de regresión, cuyo índice de determinación ( $r^2$ ) es alto (Fig. 5.1).

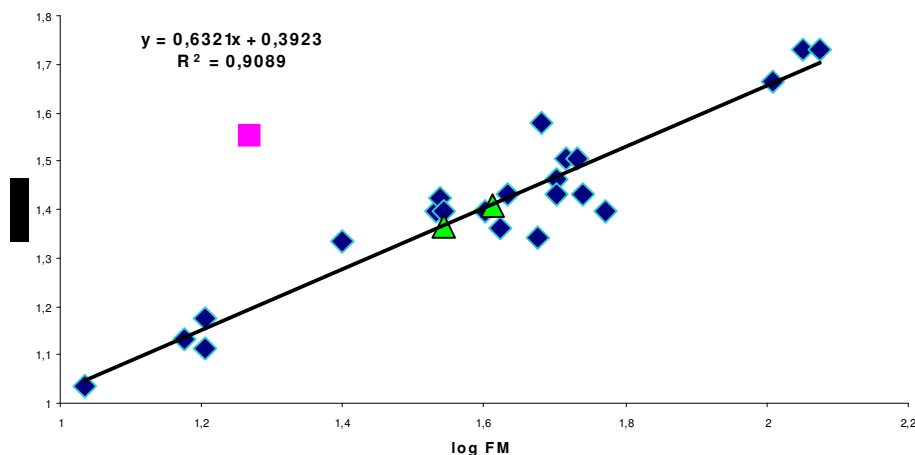


Figura 5.1. Recta de regresión entre el ancho del foramen magno y el cóndilo occipital de Theropoda (medidas transformadas en logaritmos). ♦: prosaurópodo y terópodos, ▲: valores estimados para neurocráneos incompletos. ■: *Rhea americana* (medidas no incluidas en el cálculo del índice  $R^2$ ).

Los taxones sobre los cuales se tomaron las mediciones (tabla 5.2) corresponden a un prosaurópodo, 19 terópodos no avianos y un ave actual, y representan ejemplares de pequeño, mediano y gran tamaño. Las medidas menos precisas corresponden al foramen magno, más propenso a mostrar deformación que el cóndilo occipital, estructura de por sí maciza. La recta de regresión entre el ancho

del cóndilo occipital y el foramen magno, realizada en base a las medidas tomadas en 25 neurocráneos, muestra que la mayoría de los puntos caen cerca de la recta, o no están significativamente alejados de esta (Fig. 5.1). De aquí se interpreta que la relación de tamaño entre el cóndilo occipital y el foramen magno varía en los diversos terópodos estudiados en forma alométricamente negativa en relación al tamaño del ejemplar, lo cual significa que el carácter no es independiente. Por supuesto, la mayor limitación que presenta este argumento es la falta de especímenes de diferentes edades y tamaños corporales. Teóricamente, con una muestra estadísticamente significativa, se puede obtener coeficientes alométricos para luego determinar en dónde caen sobre la recta los taxones específicos en comparación con las curvas de crecimiento de cada taxón individual. Es posible que las curvas sean exactamente las mismas para todas las especies, pero en vistas de la variabilidad registrada hasta el momento, no sería sorprendente que no lo fueran.

Tabla 5.2. Medidas (en mm) del ancho del cóndilo occipital (CO) y del foramen magno (FM) de un prosaurópodo (primera línea) y 24 terópodos (23 terópodos no avianos y un ave actual).

Taxón	Ejemplar	CO	FM
<i>Adeopapposaurus</i> sp.	PVSJ 610	10,8	10,8
<i>Troodon</i> sp.	TMP 86.36.457	15	13,5
<i>Herrerasaurus</i> sp.	PVSJ 407	16	13
<i>Dromaeosaurus</i> sp.	(AMNH 5356)	16	15
<i>Troodon</i> sp.	TMP 82.19.23	25	21,5
<i>Allosaurus</i> sp.	UUVP 5583*	52	32
<i>Acrocanthosaurus</i> sp.	OMNH 10146*	54	32
<i>Dilophosaurus</i> sp.	UCMP 77270*	34	25
<i>Piatnitzkysaurus</i> sp.	PVL 4073	34,5	26,5
MCF-PVPH-411	MCF-PVPH-411	35	25
<i>Majungasaurus</i> sp.	FMNH PR2100*	40	25
<i>Ceratosaurus</i> sp.	(MWC 1)	42	23
<i>Nanotyrannus</i> sp.	(MNH 7541)	43	27
<i>Gorgosaurus</i> sp.	ROM 1247*	47,3	22
<i>Gorgosaurus</i> sp.	(ICM 2001.891)	59	25
<i>Carnotaurus</i> sp.	MACN-CH 894	48	38
<i>Gorgosaurus</i> sp.	MOR 557	50,4	29
<i>Abelisaurus</i> sp.	MCA 11.098	50,5	27
<i>Sinraptor</i> sp.	IVPP 10600	55	27
<i>Tyrannosaurus</i> sp.	LACM 150167	102	46
<i>Giganotosaurus</i> sp.	MUCPV-CH 1	112,7	53,5
<i>Tyrannosaurus</i> sp.	(BHI 3033)	119	53,5
<i>Aucasaurus</i> sp.	MCF-PVPH-236	35	?
<i>Ilokelesia</i> sp.	MCF-PVPH-35	41	?
<i>Rhea americana</i>	-	18,6	35,7

( ): calco \*Medidas tomadas y cedidas gentilmente por P. J. Currie.



### 5.1.2.3 Participación del frontal en el margen dorsal de la órbita

El frontal conforma el techo de la bóveda orbitaria, sea ésta poco desarrollada transversalmente (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 (Fig. 3.37)), o bien desarrollada, como en la mayoría de los terópodos estudiados. Sin embargo, la participación lateral del frontal en el margen dorsal de la órbita varía en los diversos taxones, pudiendo ser amplia, reducida o ausente. Así, en algunos terópodos, el frontal conforma ampliamente el margen dorsal de la órbita (e.g. *Herrerasaurus* (PVSJ 407), *Zupaysaurus* (PULR 076), “*Syntarsus*”sp. (Raath, 1977, fig. 5), *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073) o *Troodon* sp. (TMP 79.08.01)), mientras que en otros, el frontal queda casi excluido del margen orbitario por la cercanía entre postorbital y prefrontal/lagrimal (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, Fig. 3.31; *Sinraptor* (IVPP 10600, Currie y Zhao, 1993) y tiranosáuridos). El frontal queda totalmente excluido del margen de la órbita por el contacto entre postorbital y lagrimal en los abelisáuridos (Sampson y Witmer, 2007) (e.g. *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y *Carnotaurus* (MACN-CH 894)), como también por la presencia de un hueso palpebral, descrito para los carcharodontosáuridos (Coria y Currie, 2007). En *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), el palpebral está aislado en el lado izquierdo del cráneo pero fusionado al postorbital en el derecho, lo que lleva a preguntarse si en otros terópodos la presencia de este elemento pasa inadvertida por razones de preservación o por estar fusionado a otros elementos. De todas maneras, exista o no un palpebral, es evidente la variación que se observa en el grado de separación que hay entre el postorbital y el prefrontal/lagrimal en los diversos taxones. Una participación amplia del frontal en el margen de la órbita se observa en *Herrerasaurus* (Fig. 3.9), *Zupaysaurus* (Fig. 3.18), *Piatnitzkysaurus* (Fig. 3.19), ceratosaurios basales como *Syntarsus* y *Coelophysis* (Colbert, 1989; Raath, 1977; Tykoski, 1988); y ocurre también en maniraptoriformes como troodóntidos (Fig. 2.17C), ornitomímidos (Fig. 2.15) y oviraptorosaurios (Barsbold, 1981, 1986; Clark *et al.*, 2001; Osmólska *et al.*, 2004). El acortamiento de esa distancia se observa en numerosos tetanuros basales (e.g. carcharodontosáuridos, abelisáuridos, sinraptóridos) y celurosaurios (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, tiranosáuridos). Si bien el postorbital delimita posteriormente la participación del frontal en el margen de la órbita, anteriormente el elemento limitante puede ser tanto el prefrontal como el lagrimal, este último en algunos casos no contacta directamente

con el frontal. Esta variación probablemente se relaciona con el tamaño del animal y con el tamaño del prefrontal, el cual tiende a reducirse en los terópodos más derivados y en la mayoría de los terópodos de mayores dimensiones, con excepciones (e.g. *Sinraptor* (IVPP 10600)) y a desaparecer en oviraptóridos (Osmólska *et al.*, 2004)

**Pero... ¿se trata realmente de una *Cuestión de tamaño*?** Los terópodos de grandes proporciones presentan, en general, un frontal que participa restringidamente en el margen dorsal de la órbita, mientras que los terópodos pequeños suelen presentar un frontal que participa ampliamente en la formación de dicho margen. Sin embargo, ciertos tiranosáuridos (e.g. *Tarbosaurus* sp. Currie, com. pers.), los frontales participan ampliamente del margen orbitario en individuos juveniles, pero que lo hacen en forma reducida en individuos adultos, lo que estaría indicando que se trata de una variación que ocurre también durante el desarrollo. De todas maneras, la restricción del frontal en la formación de la órbita es una condición derivada de los terópodos con respecto a los prosaurópodos (ver Capítulo 4).

**Frontal participa ampliamente en la formación del margen dorsal de la órbita.**

**a)** En *Herrerasaurus* (PVSJ 4073), *Zupaysaurus* (PULR 076), ceratosaurios basales como el coelophysoideo “*Syntarsus*” sp. (Raath, 1977, fig. 5) y en el ornitomímido *Struthiomimus* (TMP 90.36.01), el frontal forma el margen dorsal de la órbita. El margen, está delimitado entre el postorbital y un prefrontal de grandes dimensiones, mientras que el lagrimal no toma contacto con el frontal. Esta condición, es un estado plesiomórfico compartido con los Prosauropoda (Galton y Upchurch, 2004, fig. 12.5; *Adeopapposaurus*, PVSJ 610).

**b)** En los Maniraptora (e.g. troodóntidos, dromeosáuridos y oviraptóridos), el frontal también participa ampliamente en el borde dorsal del margen orbitario, pero al estar ausente el prefrontal (solo se conoce una osificación separada, en *Deinonychus*), es el lagrimal el que contacta anteriormente con el frontal (Makovicky y Norell, 2004; Norell y Makovicky, 2004; Osmólska *et al.*, 2004).

**Participación del frontal en el margen dorsal de la órbita restringida por cercanía entre postorbital y prefrontal/lagrimal.**

a) En tetanuros basales como *Sinraptor dongi* (Currie y Zhao, 1993b, fig. 3), *Monolophosaurus* (Zhao y Currie, 1993, fig. 1), *Acrocanthosaurus* (Currie y Carpenter, 2000, fig. 3), *Allosaurus* (UUV 5961), y espinosáuridos como *Suchomimus* (Serenó *et al.*, 1998, fig. 2C,D), la **participación del frontal en el margen orbitario queda sumamente restringida** (y en algunos casos aparentemente ausente) por la cercanía entre el postorbital y un prefrontal de mediana a grandes dimensiones. El lagrimal por su parte, se extiende posterolateralmente al prefrontal pero sin contactar al frontal por detrás de este.

b) **Frontal excluido del margen orbitario.** Finalmente, en los neoceratosaurios abelisauroides (e.g. *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y *Carnotaurus* (MACN-CH 1)), el postorbital contacta ampliamente con el lagrimal, excluyendo al frontal del margen de la órbita. Como se mencionara anteriormente, este también sería el caso para los carcharodontosáuridos (Harris, 1998), en los que además hay un elemento palpebral (Coria y Currie, 2007) entre el postorbital y el lagrimal, que termina de excluir al frontal del margen orbitario.

c) En el celurosaurio indeterminado MCF-PVPH 411 el **prefrontal es un elemento extremadamente reducido** (Fig. 3.31B), y la cercanía entre este y el postorbital es máxima, excluyendo prácticamente al frontal del margen orbitario. En este ejemplar, el lagrimal no se proyecta hacia posterolateralmente al prefrontal y contacta con el frontal por delante del prefrontal. Una situación similar se da en los tiranosáuridos, donde el lagrimal contacta con el frontal por detrás del prefrontal, que también está medianamente reducido (Currie 2003, figs. 2, 7). Esta disposición de los elementos parece ser la etapa culminante de un proceso evolutivo en el cual el lagrimal se proyecta posteriormente restringiendo medialmente al prefrontal pero sin contactar al frontal por detrás del mismo, como sí ocurre en *Allosaurus* (Madsen, 1976) o *Acrocanthosaurus* (Currie y Carpenter, 2000).

#### **5.1.2.4. Tamaño de la fosa y fenestra supratemporal y su relación con el tamaño corporal y la alimentación**

El tamaño de la fosa supratemporal o la superficie del techo craneano afectada por la misma, sobre todo en el frontal, varía en los diversos taxones. Fosas supratemporales excavadas principalmente en el parietal y que apenas afectan el sector posterior del frontal, son características de maniraptoriformes (e.g. *Troodon* sp. (TPM 79.08.01; TMP 82.19.23; TMP 82.16.124), *Struthiomimus* sp. (TMP 90.26.01) y oviraptóridos (Osmólska *et al.*, 2004; Kursanov, 1985)) (Figs. 2.15A, 2.17A) y de ceratosaurios basales como “*Syntarsus*” (Raath, 1977; Tykoski, 1998). En el otro extremo están las fosas supratemporales que se extienden ampliamente sobre la superficie del frontal, como en abelisáuridos (e.g. *Abelisaurus* (MPCA 11.098)) y en celurosaurios, principalmente en tiranosáuridos (Fig. 2.9A). El tamaño relativo de la fosa supratemporal es una característica que varía, aparentemente, en relación al tamaño del animal (Currie, com. pers.). De esta manera los terópodos pequeños presentan fosas supratemporales de menor tamaño (para menor masa muscular), mientras que los terópodos de grandes dimensiones presentan las fosas de mayor tamaño excavadas ampliamente sobre la superficie de los frontales (para mayor masa muscular). No obstante esto, hay excepciones. Por ejemplo, *Sinraptor dongi* (IVPP 10600) es un terópodo de grandes dimensiones (largo del cráneo 90 cm, en: Chure, 1998) cuyo frontal está poco afectado por la fosa supratemporal, mientras que en *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), uno de los terópodos de mayores proporciones conocidos (largo del cráneo 200 cm, en: Coria y Salgado 1995), el desarrollo anteroposterior de la fosa supratemporal sobre el frontal es limitado. En este terópodo, la superficie de inserción en la fosa supratemporal se aumenta mediante la formación de una repisa del fontal-parietal que “techa” la fosa supratemporal

Otra variable para tener en consideración es la amplitud del piso de la fosa supratemporal por delante de la fenestra supratemporal, y si el piso es horizontal (e.g. *Herrerasaurus* (PVSJ 407) y *Piatnitzkysaurus* (PVL 14073)), posteroventralmente inclinado (e.g. abelisáuridos), o si está inclinado lateroventralmente como en el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411. El piso horizontal de la fosa supratemporal ofrece una superficie de inserción para una menor masa de musculatura temporal que

el piso inclinado. En los tiranosáuridos por ejemplo, la horizontalidad del piso de la fosa supratemporal está compensada por un amplio desarrollo anteroposterior de la misma sobre la superficie del frontal y por la presencia de una cresta sagital alta (desarrollada principalmente en el parietal). Para Holtz (1998), la presencia de musculatura temporal ampliamente extendida sobre los frontales es característica de los Coelurosauria.

En los terópodos pequeños, también varía el área del techo craneano afectado por las fosas supratemporales, sobre todo en el frontal. Tanto en *Troodon* sp. como en *Struthiomimus* sp., el frontal participa en forma reducida en la formación de la fosa supratemporal, pero varía la distancia de separación entre las fosas en el techo craneano, o lo que es lo mismo, el ancho de la barra sagital. En *Troodon* las fosas supratemporales confluyen en la línea media quedando separadas por una cresta sagital (Fig. 2.17A,C), mientras que en *Struthiomimus* las fosas están separadas por una barra sagital transversalmente ancha y plana (Fig. 2.15A). En el oviraptorosaurio *Avimimus* (Kursanov, 1985), si bien la constitución del neurocráneo es mucho más modificada que en los dos anteriores, las fosas supratemporales también están ampliamente separadas entre sí. Esta variación del ancho de la barra sagital, podría responder a diferentes hábitos alimentarios. Por un lado, tanto *Struthiomimus* como *Avimimus* son terópodos edentados, si bien no por ello exclusivamente herbívoros, (estudios recientes indican que los ornitómimidos eran capaces de tratar materia animal y vegetación altamente fibrosa (Barret, 2005)), mientras que por otro lado *Troodon* es considerado un terópodo carnívoro (si bien los dientes asignados a este taxón no fueron hallados asociados al cráneo, se conocen dientes para otros troodóntidos (Currie y Zhiming, 2001)). Aunque se trata de un taxón muy alejado filogenéticamente de los terópodos, cabe mencionar que los hadrosaurios son dinosaurios ornitisquios con importantes baterías dentarias para el tratamiento de materia vegetal (Horner, 1992), cuyo techo craneano presenta una barra sagital en forma de cresta (¿cresta sagital?) que separa dos fosas supratemporales muy cercanas entre sí y excavadas sobre el parietal (e.g. “*Kritosaurus*”, MACN-RN 02). Una situación similar, con una barra sagital delgada, en forma de cresta pero muy baja, se observa en el pequeño prosaurópodo *Adeopapposaurus* sp. (PVSJ 610). De esto se concluye que la presencia/ausencia de una barra sagital delgada o de una verdadera

cresta sagital no necesariamente implica carnivoría/herbivoría respectivamente en ningún grupo de dinosaurios, sino que implica más bien particularidades en la mecánica masticatoria del animal.

#### **5.1.2.4.1 Fosa supratemporal y forma del techo craneano**

En cuanto a la morfología del sector posterior del techo craneano en vista dorsal, está determinada por la disposición y orientación de los márgenes mediales de las fosas supratemporales. Los márgenes pueden ser anteriormente divergentes o paralelos entre sí, a la vez que pueden confluir sobre la línea media o estar separados por una barra sagital de un ancho variable. Como fuera mencionado por Currie y Zhao (1993b), la condición primitiva parece responder a un parietal en forma de triángulo, que resulta de márgenes mediales de las fosas supratemporales que divergen entre sí anteriormente, de manera tal que las fosas supratemporales quedan separadas anteriormente por un sector de techo craneano triangular, formado por parietal y frontales en prosaurópodos (e.g. *Adeopapposaurus*) y solo por frontales en terópodos (e.g. abelisáuridos), mientras que la situación derivada corresponde a márgenes mediales paralelos entre sí (e.g. tetanuros) (Fig. 5. 2). En el caso de fosas supratemporales separadas anteriormente por un triángulo del frontal, los márgenes mediales suelen ser paralelos entre sí posteriormente (en el parietal), formando una barra sagital muy delgada en forma de cresta, como en neoceratosaurios (e.g. abelisauroides y *Ceratosaurus*) (Fig. 5.3). En *Herrerasaurus* (PVSJ 407) y en *Zupaysaurus* (PULR 076), las fosas supratemporales están separadas por una barra sagital ancha y plana, y solo hay una leve divergencia anterior de los márgenes mediales de las fosas. Fosas supratemporales separadas por una barra sagital ancha de bordes paralelos, están presentes en *Acrocanthosaurus* (Stovall y Langston, 1950), *Allosaurus* (UUVF 5583) y *Sinraptor* (IVPP 10600). En los carcharodontosáuridos no es fácil definir la forma del parietal en vista dorsal, ya que está “encerrado” entre el supraoccipital posteroventralmente inclinado y el frontal. Si bien las fosas supratemporales están ampliamente separadas entre si, la forma levemente triangular del sector posterior del frontal definido entre las mismas, sugiere que los márgenes mediales las fosas divergen anteriormente entre sí. La condición derivada, presente en tiranosáuridos y troodontidos (Currie y Zhao, 1993b), es aquella donde los márgenes

mediales de las fosas supratemporales son paralelos entre sí a la vez que confluyen sobre la línea media, donde el parietal desarrolla una verdadera cresta sagital (Fig. 5.2).

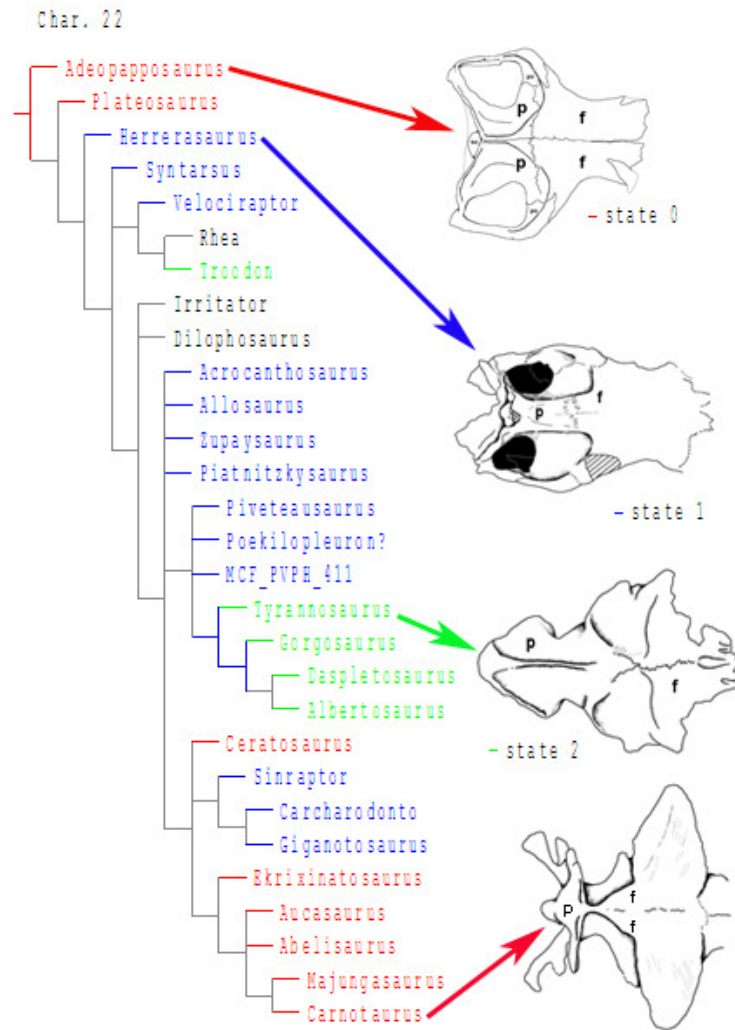


Fig. 5.2 Cladograma mostrando la distribución de los estados de carácter (0): Fosas supratemporales contactan entre sí posteriormente, pero separadas anteriormente por una placa triangular. (1): separadas por una barra sagital de bordes paralelos y ancho variable y (2): confluyen sobre los parietales, los que forman una cresta sagital.

Márgenes paralelos, separados por una barra sagital ancha o no, serían característicos de Tetanurae, mientras que márgenes casi confluentes, en algunos casos formando una cresta sagital, serían característicos de celurosaurios basales y algunos maniraptores (e.g. *Troodon*), habida cuenta del resultado del análisis filogenético realizado en esta tesis (Figs. 5.2, 5.3).

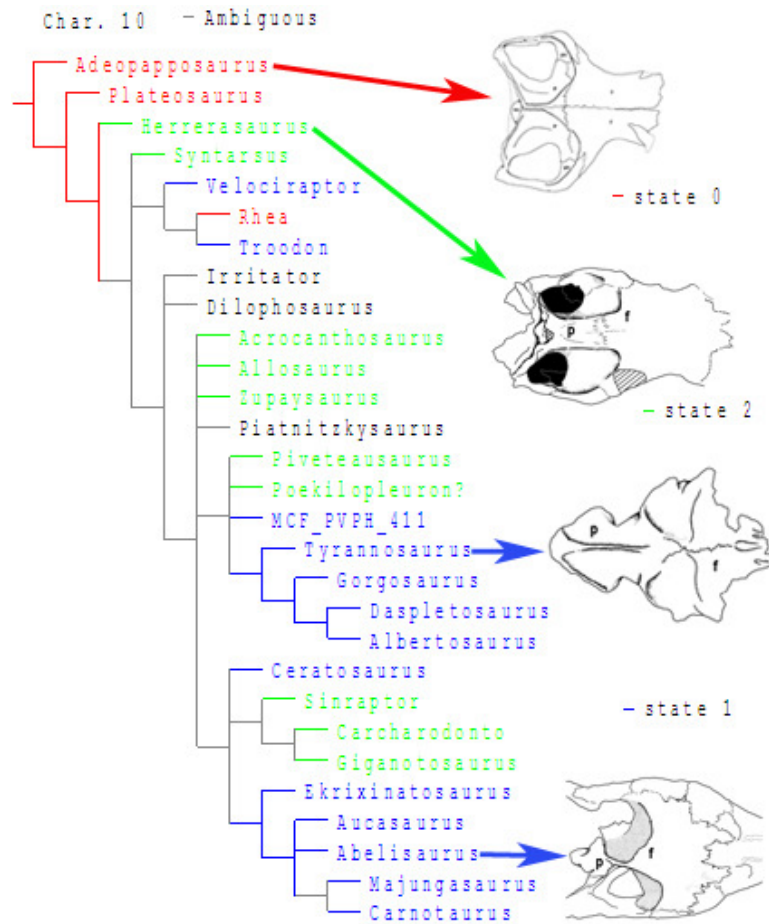


Fig. 5.3. Cladograma mostrando la distribución de los estados de carácter (0): en el **parietal**, márgenes mediales de las fosas supratemporales anteriormente divergentes y posteriormente paralelos y cercanos entre sí. (1): márgenes paralelos en toda su extensión y cercanos a la línea media y (2): márgenes paralelos pero alejados de la línea media, separados por una barra sagital ancha y plana.

### 5.1.2.5. Desarrollo y orientación de la cresta nugal

La cresta nugal está bien desarrollada en la mayoría de los terópodos no avianos excepto en oviraptorosaurios (Osmólska *et al.*, 2004). La variación de la estructura en los distintos taxones, se da en la orientación (e.g. transversales o en forma de “V”) y en el grado de desarrollo dorsal (crestas altas o bajas). La condición plesiomórfica, presente en el prosaurópodo *Adeopapposaurus* corresponde a una cresta nugal baja (no supera el nivel del techo craneano en el sector interorbitario) poco profunda (su desarrollo dorsal no supera la altura del foramen magno) y en forma de “V” en vista dorsal. Excepto por la cresta nugal de los carcharodontosáuridos (e.g. *Giganotosaurus*) que está sumamente inclinada hacia



delante, en la mayoría de los terópodos la cresta nucal es una lámina que se dispone sobre un plano vertical. Las crestas transversales altas sobrepasan dorsalmente el nivel del techo craneano (e.g. en tiranosáuridos y abelisáuridos), mientras que las crestas bajas no lo sobrepasan, como en *Zupaysaurus* (PULR 076), “*Syntarsus*” (Raath, 1977, figs. 3 y 5), *Troodon* (TMP 98.93.1), *Struthiomimus* (TMP 90.26.01) y en los terópodos de grandes dimensiones *Sinraptor* (IVPP 10600) y *Allosaurus* (UUVP 5961). Las crestas nucas en V raramente sobrepasan el nivel del techo craneano (e.g. *Herrerasaurus* (PVSJ 407), *Ceratosaurus* (MWC 1) o el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411). La cresta nucal en V no depende del tamaño corporal (Fig. 4.45) y probablemente responda a una restricción de la capacidad de movimientos laterales de la cabeza, pero puede depender también de la disposición del cráneo con respecto al cuello. En la mayoría de los terópodos el estado plesiomórfico corresponde a una cresta nucal que no se extiende dorsalmente sobre el supraoccipital, excepto en tiranosáuridos y troodontidos (Currie y Zhao, 1993b). El desarrollo dorsal de cresta nucal en terópodos de grandes proporciones (tiranosáuridos y abelisáuridos) está relacionado con un aumento de la superficie ofrecida para la inserción de los músculos del cuello que sostienen la cabeza, por lo que podría tratarse de un carácter dependiente del tamaño corporal. En los tiranosáuridos, se ha determinado mediante cálculos biomecánicos, que dicha musculatura (en asociación con otras características óseas) permitiría movimientos de la cabeza, principalmente los de dorsiflexión, en un rango mayor que en el resto de los terópodos (Snively, com. pers. 2007). La presencia de una cresta nucal baja en juveniles se mencionó para la ontogenia de los tiranosáuridos (Russell, 1970), pero estudios más recientes de series ontogenéticas no lo han confirmado (Carr y Williamson, 2004). La cresta nucal bien desarrollada pero posteroventralmente inclinada presente en *Giganotosaurus* es una adaptación extrema que permite probablemente el aumento del área transversal de inserción del paquete muscular, necesaria para sostener un cráneo de grandes proporciones.

#### **5.1.2.6. Desarrollo y orientación del proceso paraoccipital**

El proceso paraoccipital ofrece una superficie de inserción para los músculos del cuello que permiten movimientos laterales y lateroventrales de la cabeza

(Snively, 2006). Está formado tanto por el exoccipital como por el opistótico, y solo se conocen suturas visibles entre estos elementos en unos pocos terópodos como *Baryonyx* (Charig y Milner, 1997), *Gallimimus bullatus* (Osmólska *et al.*, 1972), “*Syntarsus*” sp. (Raath, 1977) y *Coelophysis* sp. (Colbert, 1989). De acuerdo a esto, el cuerpo del proceso está formado por el opistótico, mientras que el exoccipital participa solo posteriormente y en la base del mismo. Esta condición se observa claramente en un ejemplar juvenil del prosaurópodo *Adeopapposaurus* (PVSJ 610; Martínez, en prensa), y es esperable para el resto de los terópodos en los cuales no hay suturas visibles entre el exoccipital y el opistótico.

Los procesos paraoccipitales de los terópodos no avianos son en general largos y varían en su robustez, profundidad (altura) y orientación. Generalmente se trata de procesos delgados, sobre todo en el borde ventral, excepto en *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1). Los procesos más profundos (aquellos que superan más de dos veces la altura del foramen magno) se observan en los terópodos de mayor tamaño corporal como por ejemplo en los tiranosáuridos *Gorgosaurus libratus* (TMP 94.12.602), y *Tyrannosaurus rex* (LACM 150 167; BHI 3033) (Fig 2.8), y algo menos profundos en *Sinraptor* (IVPP 10600) (Fig. 2.14). Los abelisáuridos, sin embargo, poseen procesos paraoccipitales poco profundos en relación a los mencionados arriba, cuya altura no supera en dos veces la altura del foramen magno. Los procesos paraoccipitales sumamente amplios de los tiranosáuridos sugieren que estos poseían una mayor capacidad de flexión lateral de la cabeza que el resto de los terópodos (Snively, 2006). Los procesos paraoccipitales poco profundos se observan en los terópodos de mediano y pequeño tamaño, como en el ejemplar MCF-PVPH 411 y *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073). En los prosaurópodos, que presentan cráneos pequeños en relación a su tamaño corporal, la altura del proceso paraoccipital no supera la altura del foramen magno.

Si bien la variación en la profundidad del proceso paraoccipital parece responder al tamaño del animal, la ubicación del borde ventral del proceso paraoccipital en relación al borde dorsal del cóndilo occipital se considera de importancia filogenética (Rauhut, 2003, 2004). En *Herrerasaurus* (PVSJ 407),

algunos coelophysoideos y oviraptorosaurios (Rauhut, 2003), el borde ventral del proceso paraoccipital está al mismo nivel o por encima del borde dorsal del cóndilo occipital (condición que se observa en el prosaurópodo *Adeopapposaurus* (PVSJ 610, Martínez, en prensa)), mientras que en el resto de los ceratosaurios y en la mayoría de los tetanuros, el borde ventral del proceso paraoccipital está nivelado a la mitad del cuerpo del cóndilo o por debajo del mismo, con ligeras variantes. En *Acrocanthosaurus* (Stovall y Langston, 1950) y en tiranosáuridos, el borde ventral del proceso paraoccipital está al nivel del borde ventral del cóndilo occipital o por debajo, mientras que en *Ceratosaurus* (NWC 1; Fig. 2.12C), *Allosaurus* (UUVP 5961; Fig. 2.10D), *Piatnitzkysaurus* (PULR 076), *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, y en abelisáuridos (e.g. *Abelisaurus* (MPCA 11.098), *Carnotaurus* (MACN-CH 894) y *Majungasaurus* (FMNH-PR 2100; Fig. 2.13D)), el borde ventral está al nivel de la mitad del cuerpo del cóndilo (Fig). La condición observada en *Herrerasaurus* (PVSJ 407) está también presente en el prosaurópodo *Adeopapposaurus* (PVSJ 568; Fig. 2.20A).

En ninguno de los terópodos estudiados los procesos paraoccipitales se proyectan perpendicularmente al plano axial, sino que en mayor o menor grado se proyectan posterolateralmente a la vez que ventralmente. Sin embargo procesos paraoccipitales transversales al eje axial están presentes en *Struthiomimus* sp. (Makovicky y Norell, 1998), *Coelophysis* sp. (Colbert, 1989), probablemente *Troodon* sp. y en *Velociraptor* sp., aunque en este último también se proyectan algo ventralmente (Barsbold y Osmólska, 1999), de forma similar a lo que se observa en el ave paleognata *Rhea americana* (Fig. 2.19B). No se observan procesos paraoccipitales transversales en los terópodos de mayores dimensiones. En los prosaurópodos los procesos paraoccipitales se proyectan posterolateralmente y algo ventralmente, por lo que la proyección transversal de los procesos en los terópodos mencionados es una condición derivada con respecto a este grupo, como así también el acortamiento de los procesos. Las variaciones en el proceso paraoccipital como la inclinación posteroventral, ensanchamiento distal y proyección ventral (ver Capítulo 4) parecen responder a adaptaciones particulares de los distintos grupos que estarían

directamente relacionadas con la forma en que se sostiene la cabeza y la capacidad de movimientos laterales de esta.

El proceso paraoccipital puede ser macizo (e.g. *Herrerasaurus* (PVSJ 407), *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), abelisáuridos, carcharodontosáuridos y en el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411), o pueden estar invadidos por cavidades neumáticas internas (e.g. troodóntidos). La extensa neumaticidad del proceso paraoccipital es característica de los Maniraptora, pero está presente además en alto grado en el celofisoideo *Syntarsus* sp., indicando que la neumatización del proceso paraoccipital (y del neurocráneo) surgió tempranamente en la evolución de los Theropoda (Tykoski, 1998). La presencia de procesos paraoccipitales proximalmente neumáticos es frecuente en Coelurosauria (Holtz, 1998). Plesiomórficamente, la existencia de procesos paraoccipitales macizos esta presente en prosaurópodos, *Herrerasaurus*, neoceratosaurios y en numerosos tetanuros basales (e.g. *Piatnitzkysaurus*, carcharodontosáuridos y el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411).

#### **5.1.2.7. Desarrollo de la cresta preótica (*preotic pendant*)**

La cresta preótica ofrece una superficie de inserción para el músculo elevador del pterigoides. Si bien en la mayoría de los terópodos se observan crestas desarrolladas como proyecciones alares “*Syntarsus*” (Raath, 1977), *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), *Sinraptor* (IVPP 10600), *Allosaurus* (UUVP 5961), abelisáuridos, tiranosáuridos y probablemente troodóntidos), en algunos terópodos la cresta preótica se reduce a una pequeña proyección de hueso como se observa en el celurosaurio MCF-PVPH 411, situación similar a la que presentan los prosaurópodos (e.g. *Adeopapposaurus*, Fig. 2.20C). El desarrollo de la cresta preótica sería una condición derivada dentro de los Theropoda, y probablemente responda a un aumento de la musculatura asociada. La presencia de una cresta preótica bien desarrollada no implica *per se* la presencia de un receso timpánico lateral bien desarrollado, como ocurre en *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073) y en los abelisáuridos (e.g. *Abelisaurus* (MPCA 11.098), *Carnotaurus* (MACN-CH 894)), sino que la cresta puede desarrollarse y el receso estar reducido a un foramen como en *Sinraptor* y en los tiranosáuridos.

### 5.1.2.8 Variación en el patrón de osificación y disposición de los elementos etmoidales

Los elementos etmoidales (esfenetmoides, mesetmoides y septoesfenoides) no siempre osifican, permaneciendo en estado cartilaginoso en la mayoría de los terópodos. Cuando este sector se preserva osificado, se observa un elemento que encierra ventrolateralmente los bulbos olfatorios y contacta posteriormente con el orbitoesfenoides, identificado como “mesetmoides” (Brochu, 2003; Franzosa y Rowe, 2005; Larsson, 2001; Sanders y Smith, 2005), siguiendo la nomenclatura aviana, aunque también en otros casos como “esfenetmoides” (Taquet y Welles, 1977; Coria y Currie, 2002). En un reciente trabajo, Ali *et al.*, (2008), proponen los términos esfenetmoides (para los elementos etmoidales que encierran el tracto olfatorio y los bulbos olfatorios) y mesetmoides (para el septo medial) en tiranosáuridos, en base a una exhaustiva comparación de los elementos etmoidales de aves y cocodrilos actuales, y su desarrollo embrionario. En los terópodos, el problema con los elementos etmoidales preservados, radica en que generalmente están fuertemente fusionados entre sí a la vez que con el frontal, orbitosfenoides y en algunos casos el septo interorbitario. El sector más fácil de identificar corresponde al esfenetmoides-mesetmoides, debido a que el esfenetmoides encierra la cavidad de los bulbos olfatorios y el mesetmoides conforma un septo medial que divide la cavidad sagitalmente en dos. En algunos casos, el esfenetmoides también cierra la cavidad del tracto olfatorio y contacta posteriormente con el orbitoesfenoides, como ocurre en *Piveteasaurus* (Taquet y Welles, 1977, figs. 1 y 3), tiranosáuridos (e.g. *Gorgosaurus* (TMP 94.12.602; ICM 2001.891), *Albertosaurus* (TMP 81.10.01), *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01) y *Nanotyrannus* (Witmer y Ridgely, en prensa)) (Fig. 5.4A). En *Acrocanthosaurus* (OMNH 10146, Stovall y Langston, 1950) y en *Eustreptospondylus* (Welles y Powell, sin publ.) se menciona un elemento extra cerrando el tracto olfatorio ubicado entre el esfenetmoides y el orbitoesfenoides, denominado septoesfenoides (Fig. 3.4B). En el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 y en *Sinraptor* (IVPP 10600), el esfenetmoides no está fusionado al frontal, pero al articular el elemento ventralmente al frontal, queda un espacio sin osificar longitudinalmente corto entre este y el orbitoesfenoides (Fig. 5.4B). Finalmente, en *Ceratosaurus* (MCW 1), abelisáuridos (e.g. *Abelisaurus* (MPCA 11.098), *Carnotaurus* (MACN-CH 894) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007)) y en

carcharodontosáuridos (e.g. *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), *Carcharodontosaurus saharicus* (SGM-Din 1) y *C. iguidensis* (Brusatte y Sereno, 2007)), los elementos etmoidales están fuertemente fusionados al frontal, orbitoesfenoides y al septo interorbitario osificado, por lo que las suturas se han perdido y no es posible determinar la presencia de un septoesfenoides intercalado entre el esfenetmoides y el orbitoesfenoides formando las paredes del tracto olfatorio (Fig. 5.4E).

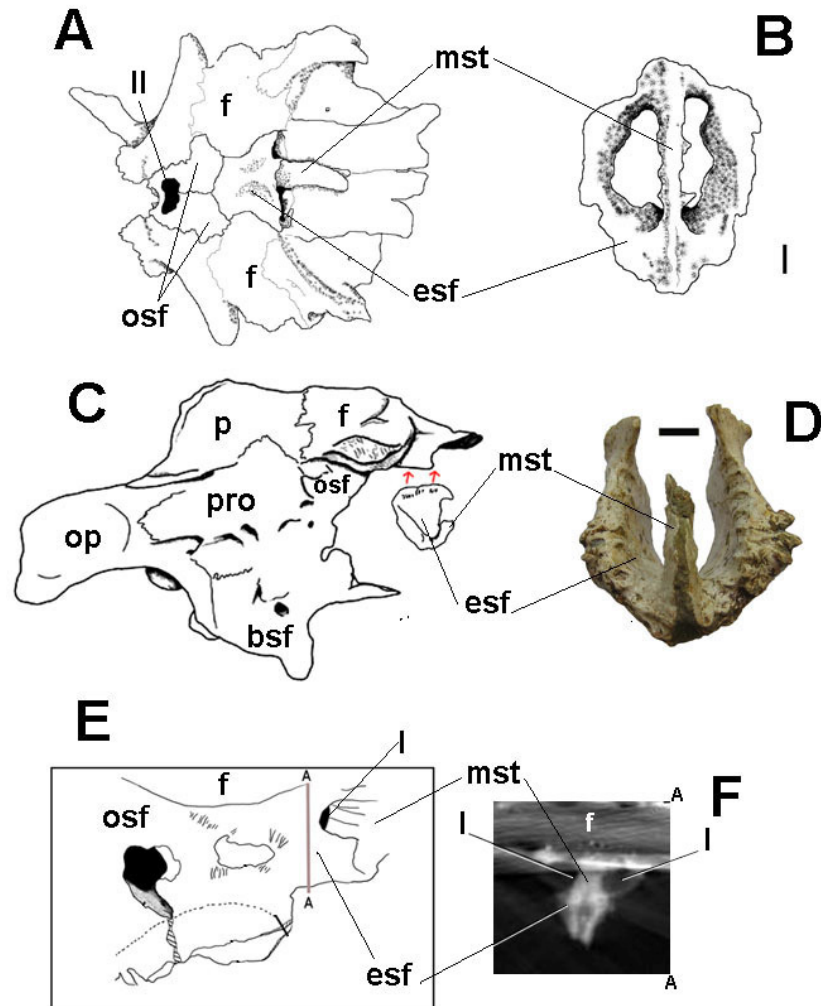


Fig. 5.4. *Daspletosaurus* sp (TMP 2001.36.01) región etmoidal en vista ventral (A) y *Gorgosaurus* sp (ICM 2001.89.1), esfenetmoides y mesetmoides en vista anterior (B). Celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, neurocráneo en vista lateral con el esfenetmoides articulado (C) y esfenetmoides y mesetmoides en vista anterior (D). *Abelisaurus comahuensis* (MPCA 11.098), región etmoidal en vista lateral derecha (E), corte tomográfico coronal al nivel de los bulbos olfatorios (F). No a escala. Abreviaturas en pág. 19.

Exploraciones tomográficas realizadas con anterioridad en *Abelisaurus*, *Giganotosaurus*, (cedidas por L. Salgado P.J. Currie respectivamente) y tiranosáuridos (Ali, *et al.*, 2008), mostraron que el esfenetmoides conforma un anillo que envuelve los bulbos olfatorios y parte anterior del tracto olfatorio. Este anillo se fusiona a la cara ventral del frontal y solo se abre dorsalmente en el sector del tracto olfatorio, cavidad que queda de esta manera techada por el frontal. Como fuera mencionado anteriormente, en *Sinraptor* (IVPP 10600) y en el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, el esfenetmoides tiene forma de U, por lo que es el frontal el elemento que cierra dorsalmente la cavidad del tracto olfatorio y la cavidad de los bulbos olfatorios. Como estos dos ejemplares no son a individuos totalmente adultos (como se deduce a partir de la presencia de suturas visibles entre los elementos que conforman el neurocráneo), existe la posibilidad de que el cierre dorsal del esfenetmoides ocurra con el paso del tiempo. Sin embargo, no hay indicios de procesos dorsomediales del esfenetmoides en ninguno de los dos casos mencionados que confirmen esto.

En los prosaurópodos, el sector etmoidal del neurocráneo permanece cartilaginoso (Galton, 1985a; Gow, 1990; Hopson, 1979), por lo que la osificación del mismo es una condición derivada entre los terópodos, si bien por lo pronto característica de animales de grandes dimensiones.

#### **5.1.2.8.1. Septo interorbitario osificado**

El septo interorbitario está presente en todos los arcosaurios, sin embargo, la osificación del mismo no es la regla general en los Theropoda, registrado solo en neoceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus* (MWC 1, Fig. 2.12D), *Abelisaurus* (MPCA 11.098), *Carnotaurus* (MACN-CH 894), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007, Fig. 2.13)) y en carcharodontosáuridos (e.g. *Carcharodontosaurus saharicus* (SGM-Din 1, Fig. 2.11) y *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1)). La presencia de un septo interorbitario osificado coincide con la presencia de elementos etmoidales osificados, pero no a la inversa. El septo es una lámina de hueso delgada, atravesada de lado a lado por algunas fenestras. El borde más anterior de dicho septo puede sobrepasar levemente el esfenetmoides, en continuidad con el septo internasal (formado por el

mesetmoides). Novas *et al.*, (2004) consideran que el septo interorbitario en los abelisáuridos está formado por el paraesfenoides, probablemente siguiendo la nomenclatura aviana. Sin embargo, teniendo en cuenta que: 1) que el basiesfenoides se fusiona al paraesfenoides de manera indistinguible formando anteriormente el proceso cultriforme, 2) que hay consenso en cuanto a que el proceso cultriforme es una estructura formada básicamente por el paraesfenoides, 3) que el proceso cultriforme es una estructura que presenta un surco dorsal cuya función es el sostén del septo interorbitario (sea cartilaginoso u óseo) y 4) que la textura del septo interorbitario difiere de la del resto del neurocráneo (incluyendo el proceso cultriforme ventralmente y el esfenetmoides dorsalmente), se concluye entonces que el proceso cultriforme es una estructura ósea en íntima relación con el basicráneo y que el septo interorbitario osifica de forma independiente del paraesfenoides, más allá de que puedan estar firmemente fusionados entre sí.

La ausencia de elementos etmoidales y septo interorbitario osificados en terópodos basales y en terópodos de pequeño tamaño, sugiere que el incremento en la osificación (y por ende rigidez) puede estar relacionado con la generación de estructuras de soporte en cráneos muy grandes y pesados como el de los abelisáuridos y sobre todo el de los carcharodontosáuridos. Currie (2007) en una comunicación personal, comenta la posible presencia de restos de lo que podría ser un septo interorbitario en el neurocráneo de algunos tiranosáuridos adultos, sugiriendo que la osificación de este podría ser el producto esperable de la edad. Sin embargo, es llamativo que no se mencionara septo en ningún otro tiranosáurido conocido, teniendo en cuenta la gran cantidad de ejemplares recuperados de esta familia de terópodos.

#### **5.1.2.9 *Crista tuberalis* vs rama ventral del opistótico: comparación con Sauropoda y variación en los Theropoda**

En los terópodos, el borde ventral del proceso paraoccipital, es continuo con la rama ventral del opistótico, que se adosa lateralmente al tubérculo basal formando la *crista tuberalis* (*metotic strut*). En la mayoría de los terópodos el desarrollo de la *crista tuberalis* es importante tanto en su proyección ventral, alcanzando distalmente



el nivel de los tubérculos basales, como en profundidad, separando de esta manera las caras lateral y posterior del neurocráneo. En otras palabras, en una vista lateral del neurocráneo, las estructuras y forámenes presentes en la cara occipital quedan ocultas por el borde ventral del proceso paraoccipital y el borde de la *crista tuberalis*, y viceversa en una vista posterior. Los forámenes craneanos XII y foramen metótico quedan entonces confinados al sector occipital, separados por la *crista tuberalis* del receso columelar, que se observa solo en la cara lateral del neurocráneo. De esta manera, el foramen metótico queda alojado en la cara occipital, por detrás de la *crista tuberalis*, y no se observa en vista lateral con algunas pocas excepciones (e.g. *Dromaeosaurus* (Currie, 1995a), con dudas, y “*Syntarsus*” (Raath, 1977)). En el caso particular de *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), el foramen metótico se observa parcialmente en vista lateral debido a la presencia de una muesca en la *crista tuberalis* que expone posteriormente, también en forma parcial, el receso columelar. Dicha disposición corresponde a una autapomorfia de los Carcharodontosauridae (Coria y Currie, 2002). En el caso de *Dromaeosaurus* (AM NH 5356), la aparente posición lateral de la “fenestra metótica” (Currie, 1995, fig. 6A, pág. 582) probablemente es producto de la mala preservación de ese sector del neurocráneo en el ejemplar en cuestión.

La comunicación anterior entre el canal del foramen metótico (yugular) y el receso columelar (cavidad del oído medio) que se observa en cocodrilos actuales (Iordansky, 1973; obs. pers. en molde endocraneano de *Caiman yacare* cedido gentilmente por P. Bona MPL), se observa únicamente en el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411. Se trata de un foramen que atraviesa la rama ventral del opistótico comunicando la parte más externa del receso columelar con el canal del foramen metótico, en forma coincidente con la llamada “fenestra pseudorotunda” (Gower y Weber, 1998; Iordansky, 1973), cuya función es la liberación de presión en el oído interno (si bien en este terópodo el foramen parece ser externo al oído interno). En el resto de los terópodos estudiados, no es posible determinar la existencia de esta comunicación debido a cuestiones de preservación (e.g. presencia de sedimento relleno los canales o forámenes y canales incompletos), y más neurocráneos deberán ser estudiados antes de ser concluyentes con respecto a esto.

### Variación entre terópodos y saurópodos

En terópodos y saurópodos, la disposición de las crestas que separan la cara lateral de la cara posterior del neurocráneo (*crista tuberalis*), y las que definen los límites del oído medio y del receso columelar (cresta preótica, crista proótica respectivamente) varía, sumando el interrogante sobre si corresponden o no a estructuras homólogas.

En los saurópodos, la cresta que nace en el borde ventral del proceso paraoccipital y se proyecta ventralmente sobre el tubérculo basal separando el sector occipital del sector lateral del neurocráneo (“*crista tuberalis*” en los terópodos) (Fig. 5.5B, en celeste), es poco profunda y no separa el foramen metótico de la ventana oval (no hay un receso columelar), sino que se desarrolla por detrás de ambas aberturas. Anteriormente al foramen metótico y la ventana oval, se desarrolla una cresta que corre dorsoventralmente desde la base del proceso paraoccipital hasta el extremo distal del tubérculo basal, allí donde contacta el proceso basipterigoideo (Fig. 5.5B, en rojo). Esta cresta (cresta preótica en terópodos) recibe el nombre de crista proótica en saurópodos (Berman *et al.*, 1982; Calvo y Kellner, 2006; Powell, 2003) y define anteriormente el gran receso oval (receso del oído medio) en el cual están contenidos el foramen metótico y la ventana oval. Estas dos aberturas, están separadas por un delgado septo (Fig. 5.5B, en verde), la *crista interfenestralis*, la cual por definición separa la fenestra metótica de la ventana oval (Gower y Weber, 1998). Aquí se encuentra la principal diferencia con los terópodos, en los cuales la cresta que separa la cara posterior de la cara lateral del neurocráneo y la cresta que separa el foramen metótico del receso columelar es la **misma estructura** (*crista tuberalis* = *metotic strut* = rama ventral del opistótico) (Fig. 5.5C, en verde).

En los prosaurópodos (e.g. *Adeopapposaurus* (PVSJ 568 y PVSJ 610), Martínez, en prensa), el borde ventral del proceso paraoccipital se encuentra muy por encima del cóndilo occipital, aproximadamente a la mitad del foramen magno (Fig. 5.5A). La *crista tuberalis* está poco desarrollada, formando una cresta poco profunda, continua con el borde ventral del proceso paraoccipital, pero proyectada ventralmente solo hasta el nivel del cóndilo occipital, sin alcanzar aparentemente el extremo distal del tubérculo basal (Fig. 5.5 A, en verde). Esta cresta no corre en

forma recta hacia el tubérculo basal como en los saurópodos, sino que lo hace de forma sigmoidal, dirigiéndose hacia delante primero y englobando por delante a la fenestra metótica, separándola del receso columelar, cuya abertura queda en la cara lateral del neurocráneo. Si esta última constituye la condición plesiomórfica, en los terópodos la cresta se desarrolla aún más en profundidad a la vez que se proyecta hacia atrás generando la separación total de las caras occipital y lateral del neurocráneo. Aparentemente, solo en el espinosáurido *Irritator challengerii* (Sues *et al.*, 2002, fig. 4) la *cresta tuberalis* se desarrolla por detrás del receso columelar y del foramen metótico, que de esta forma quedan adyacentes y expuestos lateralmente en el neurocráneo. En los saurópodos en cambio, la cresta que en los terópodos separa el receso columelar del foramen metótico dejando a este último en la cara occipital (*cresta tuberalis*) (Fig. 5.5C, en verde), se reduce al máximo resultando en un delgado septo que si bien separa la fenestra metótica de la ventana oval (Fig. 5.5B, en verde), no separa las caras lateral y occipital del neurocráneo.

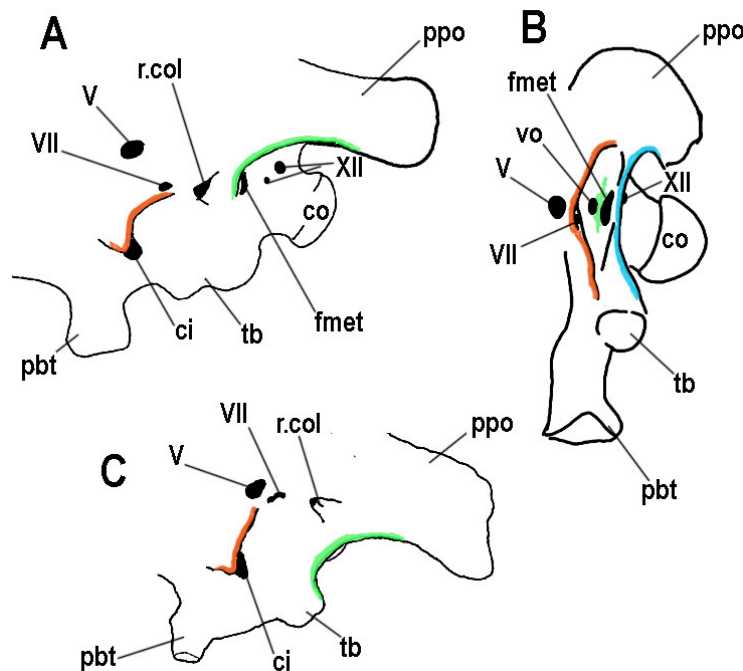


Fig. 5.5. *Adeopapposaurus* (PVSJ 610) (A), *Bonatitan* (MACN-PV RN 821) (B) y el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 (C). Sector posteroventral del neurocráneo en vista lateral izquierda. La línea en rojo marca la cresta preótica (*preotic pendant*). La línea en verde señala la cresta tuberalis (*metotic strut*), la cual separa la cara lateral del neurocráneo de la cara posterior y el receso columelar del foramen metótico en prosaurópodos y terópodos (A y C). En saurópodos la cresta que separa la cara posterior del neurocráneo de la lateral (en celeste) no es la cresta que separa la ventana oval del foramen metótico (verde) (B), como en prosaurópodos y terópodos.

En conclusión, la disposición y conformación básica de la rama ventral del opistótico en los terópodos es similar a la que presentan los prosaurópodos pero distinta a la de los saurópodos. En los terópodos, hay un aumento en el desarrollo de la rama ventral del opistótico tanto ventralmente, alcanzando el extremo distal de los tubérculos y sobrepasándolo en algunos casos (e.g. *Sinraptor*), como en profundidad conformando una amplia cresta que se proyecta posterolateralmente, impidiendo de esta manera la observación del foramen metótico y craneanos XII en una vista lateral del neurocráneo. Si removiéramos la *cresta tuberalis* de cualquier neurocráneo de terópodo, observaríamos en vista lateral al receso columelar junto al foramen metótico, como ocurre probablemente con el neurocráneo parcial de *Dromaeosaurus* (Currie, 1995), mencionado anteriormente. En los saurópodos, ocurre una total lateralización del proceso paraoccipital y de la rama ventral del opistótico, que se proyectan transversalmente. La rama ventral del opistótico, en continuidad con el borde ventral del proceso paraoccipital, desciende adosada lateralmente al tubérculo basal, separando medianamente el sector occipital del lateral, mientras que la cresta entre la ventana oval y el foramen metótico se reduce a un delgado septo, formado de todas formas probablemente por el opistótico. En este punto, la separación del receso columelar y el foramen metótico mediante un septo (opistótico), es común a terópodos y saurópodos, y lo que varía es si la cresta que está en continuidad con el borde ventral del proceso paraoccipital se desarrolla por detrás de ambos forámenes (en saurópodos, separación entre los forámenes: *cresta interfenestralis*) o entre los mismos (en terópodos, separación entre los forámenes: *cresta tuberalis*).

#### **5.1.2.10. Neumaticidad del neurocráneo. Recesos neumáticos**

El sistema neumático del cráneo de los terópodos está aun pobremente comprendido, si bien la aplicación en los últimos años de exploraciones tomográficas ha logrado ampliar el estudio de este campo. Aspectos diversos del sistema neumático craneano se han descrito para varias familias de terópodos (Chure y Madsen, 1996; Coria y Currie, 2002; Currie y Zhao, 1993a). No obstante, la neumaticidad de los huesos del neurocráneo en los terópodos no es por sí misma un carácter que se pueda utilizar a nivel individual o específico, siendo una situación que se encuentra en todos los casos, aunque desarrollada en distinto grado. A

diferencia de los forámenes craneanos, la neumaticidad no se presenta siguiendo un patrón claramente determinado ni las cavidades presentan una forma regular. De acuerdo con la idea de que el neurocráneo está afectado por diversos dominios funcionales (Holliday y Witmer, 2004), pueden reconocerse los sistemas neumáticos derivados de los sistemas timpánicos y faríngeos, la neumatización de determinado complejo de elementos óseos, y el patrón estaría respondiendo al grado de desarrollo de determinado seno neumático (e.g. neumaticidad de la cara ventral del basicráneo, de la cara lateral o de los procesos paraoccipitales). Generalmente, los estudios sobre el sistema neumático timpánico se han focalizado en los senos internos u poca atención se ha dispensado a las depresiones en la superficie lateral (externa) del basicráneo, las cuales son manifestaciones de divertículos neumáticos externos al basicráneo (Chure y Madsen, 1996, Witmer, 1997).

Hay dos sistemas neumáticos principales, uno de los cuales surge como crecimientos de la cavidad nasal, mientras que el otro se lo vincula a crecimientos de la cavidad timpánica (oído medio). Este último es el que afecta al neurocráneo, acompañado de otros sistemas menos conocidos que afectan la región occipital (sistema de sacos aéreos pulmonares) y la región ventral del basicráneo (sistema de origen faríngeo, sistema de Eustaquio) (Witmer, 1997). Algunas cavidades neumáticas no comunican con el exterior mediante aberturas, por lo que solo pueden reconocerse mediante fracturas o por medio de tomografías computadas. Los recesos neumáticos que pueden encontrarse en el neurocráneo de los Theropoda son (siguiendo a clasificación de Witmer, 1997) los recesos timpánicos lateral y caudal, el receso basipterigoideo sobre la cara lateral del neurocráneo, el receso basiesfenoidal y el receso subelar excavados ventralmente en el basicráneo, y los recesos paracondilares en la cara occipital. Las estructuras que pueden ser neumáticas son los procesos paraoccipitales, los procesos basipterigoideos y la base del proceso cultriforme. El elemento más propenso a presentar cavidades neumáticas es el basiesfenoides, cuyas cavidades pueden extenderse y afectar a su vez el basioccipital en los tubérculos basales y el cuello del cóndilo occipital, mientras que en algunos casos el supraoccipital es sumamente neumático (e.g. tiranosáuridos), como también poco denso el frontal (e.g. tomografías realizadas por P. Currie en *Albertosaurus* sp.).

Si bien no se encuentra toda la diversidad de recesos neumáticos en un único neurocráneo, todos los terópodos muestran algún grado de neumaticidad (Currie, 1997a). En algunos análisis filogenéticos el neurocráneo de *Herrerasaurus* y de los abelisáuridos (Allain, 2002; Coria y Currie, 2006; Currie y Carpenter, 2000), se consideró como aneumático. Dicha condición tal vez tenga cierta veracidad para *Herrerasaurus* (PVSJ 407), cuyo neurocráneo se preserva de forma incompleta y no se observa en los sectores preservados la presencia de los recesos neumáticos más importantes (receso basiesfenoidal y timpánico lateral). No obstante, en la cara ventral del basicráneo se observa un foramen que podría representar un receso basiesfenoidal sumamente reducido, a la vez que por delante de los procesos basipterigoideos, el relleno sedimentario indica la presencia de un pequeño receso subselar que solo se observa en vista ventral (Fig. 3.13). En los abelisáuridos, el neurocráneo presenta un grado intermedio de neumaticidad, con la presencia de tres recesos bien desarrollados en el basicráneo: receso timpánico lateral, receso basiesfenoidal y receso subselar (e.g. *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y *Carnotaurus*, (MACN-CH 894), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007)). La presencia en el basiesfenoides de cavidades neumáticas internas parasagitales que alcanzan el nivel del cuello del cóndilo occipital se observa a través de fracturas en al menos tres abelisauroideos (*Aucasaurus* (MCF-PVPH 236), *Ilokelesia* (MCF-PVPH 35) y *Ekrixinatosaurus* (MUCPV 294)).

**Receso timpánico lateral.** Este receso puede estar reducido a un foramen irregular a través del cual la carótida interna penetra en el basicráneo, como en prosaurópodos y probablemente en *Herrerasaurus* (PVSJ 407, Sereno y Novas, 1992), y se observa reducido en *Sinraptor* (IVPP 10600), *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 y en tiranosáuridos. En otros terópodos, el receso timpánico lateral puede estar extensa y profundamente excavado en la cara lateral del basiesfenoides, como en *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), abelisáuridos (e.g. *Abelisaurus* y *Carnotaurus*), troodontidos y aparentemente en coelophysoideos como “*Syntarsus*” (Raath, 1977). En estos, la cavidad está subdividida mediante septos en cavidades o depresiones menores, y el foramen de la carótida interna se encuentra frecuentemente en el sub-receso más anterior y dorsal.

La presencia de un receso timpánico lateral bien desarrollado se da tanto en ejemplares de pequeño tamaño (e.g. *Syntarsus*, Raath, 1977; *Troodon*, Currie, 1985) como de gran tamaño (e.g. abelisáuridos), y en taxones alejados filogenética y temporalmente entre sí. En los saurópodos no se desarrolla receso timpánico lateral alguno, y la carótida interna tampoco atraviesa lateralmente al basiesfenoides.

**Receso timpánico caudal.** La presencia de cavidades neumáticas internas en el proceso paraoccipital se ha comprobado en numerosos taxones que incluyen celofisoideos como “*Syntarsus*”*rhodesiensis* y *S. kayentakatae* (Raath, 1977; Tykoski, 1998), tiranosáuridos (Currie *et al.*, 2003), ornitomimidos (Makovicky y Norell, 1998), troodóntidos (Currie, 1985; Currie y Zhao, 1993a) y therizinosáuridos (Clark *et al.*, 1994). Sin embargo, solo en algunos terópodos las cavidades neumáticas abren al exterior mediante un receso timpánico caudal localizado sobre la cara anterior del proceso paraoccipital, justo por detrás del receso columelar y delimitado por el proótico y el opistótico.

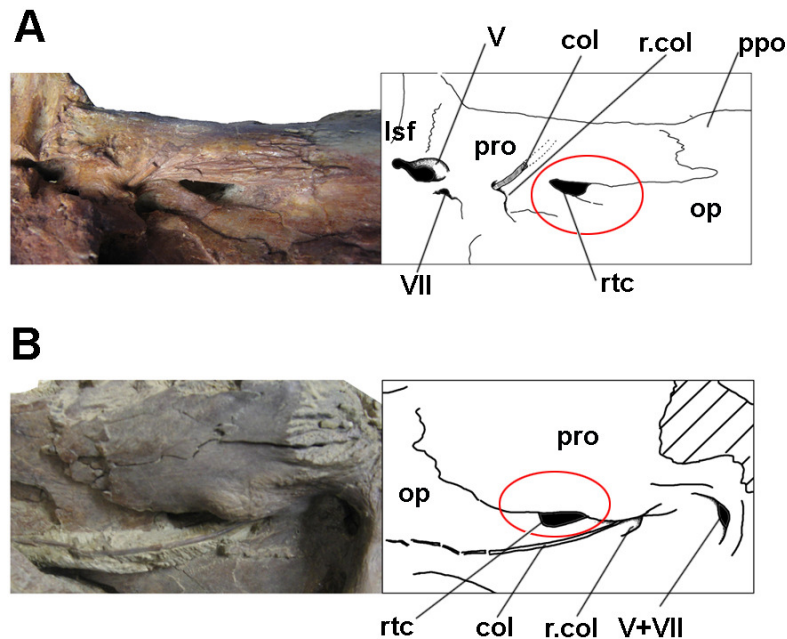


Fig. 5.6. *Sinraptor dongi* (IVPP 10600), detalle del proótico-lateroesfenoides en vista lateral izquierda (A) y *Daspletosaurus* sp. (TMP 2001.36.01), detalle del proótico lateroesfenoides en vista lateral derecha (B). No a escala. Abreviaturas en pág. 19.

La presencia de receso timpánico caudal se considera característica de Coelurosauria (Norell *et al.*, 2006). Dentro del clado, este receso es característico de los tiranosáuridos, estando presente en *Daspletosaurus* sp. (TMP 2001.36.01, Fig. 5.6B), *Gorgosaurus* sp. (MOR 557) y *Tyrannosaurus rex* (LACM 150167, Fig. 5.7). Sin embargo, este receso neumático está presente también en el tetanuro basal *Sinraptor dongi* (IVPP 10600, Fig. 5.6A), por lo que la presencia del receso timpánico caudal es un carácter de distribución variada dentro de los Tetanurae.

**Receso basipterigoideo.** El receso basipterigoideo se reconoce como una abertura sobre la cara lateral de la base del proceso basipterigoideo. La presencia de este receso no indica que los procesos basipterigoideos sean neumáticos (huecos). Por ejemplo, en el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, que tiene receso basipterigoideo, los procesos basipterigoideos son macizos, mientras que *Troodon* (TMP 82.19.23) tiene procesos basipterigoideos huecos pero carece de receso basipterigoideo. El receso basipterigoideo está presente en los neurocráneos de *Allosaurus* (UUVP 5961; Chure y Madsen, 1996; Norell *et al.*, 2001), *?Stokesosaurus clevelandi*, *Ceratosaurus nasicornis* (Chure y Madsen, 1998), el coelurosaurio MCF-PVPH 411, algunos tiranosáuridos (e.g. *Daspletosaurus* (Currie, 2003), *Tyrannosaurus* (Norell *et al.*, 2001) e *Itemirus medullaris* (Kursanov, 1976)), y en los maniraptores *Velociraptor* (Barsbold y Osmólska, 1999) y *Oviraptor* (Norell *et al.*, 2001). Contrariamente a lo que indican Norell *et al.*, (2001), el receso basipterigoideo no se desarrolla en *Sinraptor* (IVPP 10600). Si bien la presencia/ausencia de este receso ha sido utilizada en análisis filogenéticos (e.g. Hwang *et al.*, 2004; Norell *et al.*, 2001; Norell y Makovicky, 2002), el problema que presenta la utilización de este carácter radica en que sus distintos estados podrían estar vinculados al desarrollo ontogenético. En el tiranosáurido *Daspletosaurus* sp., el receso basipterigoideo está presente en un ejemplar juvenil (Currie, 2003; ejemplar TMP 94.143.1), pero no se observa en el ejemplar TMP 2001.36.01 correspondiente a un individuo subadulto-adulto, como lo indica el mediano grado de fusión alcanzado entre los elementos del neurocráneo. La variabilidad exhibida por el receso basipterigoideo en el taxón *Daspletosaurus* está indicando que probablemente el receso se “cierra” con la edad. En este sentido el valor filogenético de este carácter



podría ser cuestionable, a menos que se tenga en cuenta algunos parámetros, como no comparar juveniles con adultos (Chure y Madsen, 1996), o que el carácter derivado sea la presencia del receso con respecto a los prosaurópodos. Solo con el tiempo, el registro de nuevos ejemplares y de series ontogenéticas más completas arrojarán luz sobre este interrogante. Por el momento, la presencia del receso basiesfenoidal en terópodos es derivada con respecto a los prosaurópodos (e.g. ausente en *Adeopapposaurus* (PVSJ 568), *Plateosaurus* (Galton, 1985a) y *Massospondylus* (Gow, 1990)).

**Recesos paracondilares.** En muchos tetanuros basales (e.g. *Piatnitzkysaurus*, *Sinraptor*) como también en tiranosáuridos, se observan recesos paracondilares excavados lateralmente al cóndilo entre el tubérculo basal y la *crista tuberalis*. Estos recesos están ausentes en *Herrerasaurus* (PVSJ 407) y neoceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus* (MWC1) y en abelisauroideos). El receso paracondilar no es equivalente al receso en el que abren los forámenes craneanos XII y metótico en algunos terópodos (e.g. *Piatnitzkysaurus*) (Fig. 3.21).

**Receso basiesfenoidal y receso subselar.** El receso basiesfenoidal puede ser una amplia cavidad excavada ventralmente en el basicráneo, principalmente en el basiesfenoides o estar reducido a un foramen e incluso estar ausente. La localización del receso (ya sea amplio como reducido), entre el basioccipital y el basiesfenoides se correlaciona con el canal de Eustaquio medio de los cocodrilos actuales (Iordansky, 1973; obs. pers. *Caiman yacare*, colección de Herpetología, Museo de La Plata) y probablemente el receso basiesfenoidal se origine a partir del sistema neumático faríngeo, como ya fuera propuesto por Witmer (1997). Cuando el receso basiesfenoidal está bien desarrollado, porta en su interior un par de forámenes neumáticos que se proyectan posterodorsalmente en el basioccipital alcanzando el cuello del cóndilo occipital como muestran las tomografías en el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411. Una condición similar se da *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), *Sinraptor* (IVPP 10600), abelisauroideos (como se observa en zonas de fracturas de *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236), *Ekrixinatosaurus* (MUCPV 294) e *Ilokelesia* (MCF-

PVPH 35)) y si bien con modificaciones en los carcharodontosáuridos *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), *Carcharodontosaurus saharicus* (Coria y Currie, 2002) y *C. iguidensis* (Brusatte y Sereno, 2007). El receso basiesfenoidal está reducido a un foramen en *Herrerasaurus* (PVSJ 407), de manera similar a lo que se observa en los prosaurópodos (PVSJ 568; Galton, 1985a; Gow, 1990), mientras que se encuentra bien desarrollado en numerosos taxones, incluyendo tanto ceratosaurios (celofisoideos (Raath, 1997), *Ceratosaurus* (MWC 1), y abelisáuridos como *Abelisaurus* (MPCA 11.098), *Carnotaurus* (MACN-CH 894) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007)), como tetanuros basales (e.g. *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), *Allosaurus* (UUVP 5961), *Sinraptor* (IVPP 10600), *Acrocanthosaurus* (Stovall y Langston, 1950)) y celurosaurios como el ejemplar MCF-PVPH 411. En los tiranosáuridos el receso se reduce por el acercamiento entre las láminas basituberal y basipterigoidea y está ausente secundariamente en troodontidos (Makovicky y Norell, 2004), que sin embargo presentan un basiesfenoides altamente neumático (Currie y Zhao, 1993a) similar al de las aves actuales. El máximo acercamiento entre los procesos basipterigoideos y los tubérculos basales (o entre las láminas basituberal y basipterigoidea) se da en los tiranosáuridos (e.g. *Tyrannosaurus*, BHI 3033; LACM 150 167), donde el receso basiesfenoidal se desarrolla más transversalmente que axialmente y en los espinosáuridos *Baryonyx walkeri* (Charig y Milner, 1997, fig. 9) e *Irritator challengerii* (Sues *et al.*, 2002, figs. 3 y 4) donde los procesos basipterigoideos (muy largos y proyectados ventralmente) están prácticamente en contacto con los tubérculos basales. Si bien la presencia y el grado de desarrollo de este receso no muestra un patrón evolutivo dentro del basicráneo, sí lo es la orientación de la abertura y su disposición con respecto al plano vertical y horizontal del basicráneo, como ya fuera notado por Chure y Madsen (1998), lo cual será discutido más adelante.

Por su parte, el **receso subselar** es una cavidad que se desarrolla ventralmente en el basiesfenoides, por delante de los procesos basipterigoideos y ventral a la fosa pituitaria, en la base del proceso cultriforme. Plesiomórficamente, el receso subselar está ausente en prosaurópodos. Sin embargo se desarrolla en forma variable en los diferentes taxones de Theropoda, a la vez que su estrecha relación tanto con el receso basiesfenoidal posteriormente, como con el proceso cultriforme anterodorsalmente,

se refleja en las modificaciones que acompañan a dichas estructuras. El estado plesiomórfico se observa en *Herrerasaurus* (PVSJ 407), “*Syntarsus*” (Raath, 1977), y probablemente *Dilophosaurus wetherilli* (Welles, 1984, fig. 6) o *Poekilopleuron?* (Allain, 2002, figs. 12 y 13), donde el receso es muy pequeño y solo se observa en vista ventral del neurocráneo. Cuando el receso subselar está presente y sumamente desarrollado, se observa además parcialmente en vista anterior, debido a su amplio desarrollo dorsal y frecuentemente al desarrollo anterodorsal que presene el proceso cultriforme (e.g. abelisáuridos como *Abelisaurus* (MPCA 11.098), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007)) y en *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073). En algunos terópodos, el receso subselar está ausente, como en el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, *Troodon* sp. (Fig. 2.17D) y aves actuales (Fig. 2.19C).

#### 5.1.2.10.1. Observación del receso basiesfenoidal en vista posterior

La presencia del receso basiesfenoidal se registra muy tempranamente en los terópodos (e.g. *Syntarsus*, Tykoski, 1998) y si bien está ausente o reducido a un foramen en *Herrerasaurus*, se desarrolla variablemente tanto en ceratosaurios como en tetanuros. Según Chure y Madsen (1998), la observación parcial del receso basiesfenoidal en vista posterior del neurocráneo es producto de una tendencia al acortamiento anteroposterior del neurocráneo, siendo la condición plesiomórfica aquella en la que el receso basiesfenoidal se observa solo en vista ventral. En los terópodos que presentan receso basiesfenoidal este se observa:

**1) solo en vista ventral:** como en *Ceratosaurus* (MWC 1), en los abelisáuridos (e.g. *Carnotaurus* (MACN-CH 894) y *Abelisaurus* (MPCA 11.098)), *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), el megalosáurido *Poekilopleuron? valesdunensis* (Allain, 2002,fig. 14 A), *Dromaeosaurus albertensis* (AMNH 5356, Currie, 1995, fig. 4 C), los tiranosáuridos *Tyrannosaurus rex* (LACM 150167, BHI 3033), *Albertosaurus* sp. (TMP 81.10.01), *Itemirus medullaris* (Kursanov, 1976, fig. 1), el ornitomímido *Struthiomimus altus* (Makovicky *et al.*, 1998, fig. 2 A) y en el oviraptórido *Avimimus portenstosus* (Kursanov, 1985).

**2) en vista ventral y parcialmente en vista posterior**, debido a que el sector anterior del basiesfenoides (procesos basipterigoideos y lámina basipterigoidea que los une) se desarrolla ventralmente sobrepasando distalmente a la cresta basituberal que separa ambos tubérculos basales. Esto ocurre en los “Coelophysoidea” *Syntarsus* (Raath, 1977 fig. 5; Tykoski, 1998, fig. 9 C y D) y *Dilophosaurus wetherillii* (Welles, 1984, fig. 6 C), en *Allosaurus* (UUVP), *Piveteasaurus divesensis* (Taquet y Welles, 1977, fig. 3), el celurosauro MCF-PVPH 411, los tiranosáuridos *Nanotyrannus* (CMPH 7541), *Daspletosaurus* (Currie, 2003, ejemplar TMP 94.143.1) y *Gorgosaurus* (ICM 2001.98.1). En el caso particular de *Sinraptor* (IVPP 10600) el receso basiesfenoidal se observa en vista posterior no solo por el desarrollo ventral del sector basipterigoideo, sino también porque está fuertemente proyectado hacia atrás, como en los carcharodontosáuridos.

**3) solo en vista posterior**, como se deduce de la ilustración de los neurocráneos de *Baryonyx* (Charig y Milner, 1997, fig. 9) e *Irritator* (Sues, *et al.*, 2002, fig. 3). Como se mencionara anteriormente, en estos taxones el acercamiento entre tubérculos basales y procesos basipterigoideos es máximo (la distancia anteroposterior entre los mismos es mínima). Los procesos basipterigoideos y la lámina basipterigoidea que los une se proyectan ventralmente sobrepasando el extremo distal de los tubérculos, y delimitando con éstos un receso basiesfenoidal cuya abertura se orienta y se observa plenamente en vista posterior (Charig y Milner, 1997, fig. 9 A; Sues *et al.*, 2002, fig. 3).

La combinación de presencia de receso basiesfenoidal y receso subselar se da en muchos terópodos, si bien el receso subselar puede faltar (e.g. celurosauro MCF-PVPH 411, *Avimimus* (Kursanov, 1985)). El estado plesiomórfico corresponde a un neurocráneo elongado axialmente, con un basicráneo relativamente bajo y horizontal, y con un proceso cultriforme largo y proyectado horizontalmente (Rauhut, 2003), alineado aproximadamente con los tubérculos basales y el cóndilo occipital. Mientras que Chure y Madsen (1998) consideran que la observación solo en vista ventral del receso basiesfenoidal es un estado plesiomórfico, Rauhut (2003) adjudica el proceso cultriforme largo y horizontal a los terópodos de pequeñas dimensiones. En un neurocráneo como el descrito, tanto el receso basiesfenoidal como el receso subselar

solo se observan en vista ventral, como en *Herrerasaurus* (PVSJ 407), *Poekilopleuron?* (Allain, 2002, figs. 12 y 13) o *Dromaeosaurus* (Currie, 1995, fig. 4 E). Así, en una etapa siguiente, si bien es posible un acortamiento del neurocráneo como proponen Chure y Madsen (1998), se produce un alargamiento dorsoventral del basicráneo, que se vuelve más profundo o alto. El proceso cultriforme, ya sea que se proyecte horizontalmente o anterodorsalmente, sigue originándose aproximadamente a la altura del cóndilo occipital. De esta manera, se genera un espacio dorsoventral entre la base del proceso cultriforme y los procesos basipterigoideos, el cual es ocupado por el receso subselar, que invade ahora al basiesfenoides tanto ventralmente como anteriormente, de manera que el receso se observa entonces parcialmente en vista anterior, como ocurre en neoceratosaurios (e.g. *Abelisaurus*) y varios tetanuros (e.g. *Piatnitzkysaurus*). En los neoceratosaurios (e.g. *Ceratosaurus* y abelisáuridos), el basicráneo es profundo, y en vista posterior no se observa el receso basiesfenoidal. En los abelisáuridos, el receso subselar ampliamente desarrollado, se observa en vista anterior (e.g. *Abelisaurus*, *Carnotaurus*, *Majungasaurus*) (Fig. 3.87). El basicráneo de algunos celofisoideos (*Syntarsus* (Raath, 1977; Tykoski, 1998), *Dilophosaurus* (Welles, 1984, fig. 6)) y tetanuros, presenta un desarrollo ventral más pronunciado del sector anterior (basipterigoideo) que del sector posterior, por lo que los procesos basipterigoideos y la lámina transversal que los une se proyectan ventralmente sobrepasando ampliamente el nivel de los tubérculos basales. Así, el sector anterior del receso basiesfenoidal se observa parcialmente en vista posterior.

En muchos tetanuros, el receso subselar se observa ampliamente en vista anterior, excepto en aquellos donde éste no se ha desarrollado (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411). Por otra parte en *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073) el receso basiesfenoidal no se observa en vista posterior, mientras que el receso subselar, medianamente desarrollado, se observa parcialmente en vista anterior. Algo similar ocurre en los tiranosáuridos *Tyrannosaurus* (LACM 150167; BHI 3033) y *Albertosaurus* (TMP 81.10.01; TMP 86.64.01), mientras que el receso basiesfenoidal sí se observa parcialmente en vista posterior en *Nanotyrannus* (TMP 90.137.1; Witmer y Ridgely, en prensa, fig. 3), *Daspletosaurus* (TMP 94.143.01, Currie, 2003, fig. 26 B) y *Gorgosaurus* (ICM 2001.89.1). La observación parcial del receso

basiesfenoidal en vista posterior en tiranosáuridos, probablemente responda a un determinado estadio ontogenético ya que los ejemplares asignados a los primeros dos taxones corresponden a individuos adultos, mientras que los últimos tres taxones están representados por ejemplares que corresponden a individuos juveniles a sub-adultos. En el maniraptor *Troodon* (TMP 82.19.23), que carece de receso subselar y secundariamente de receso basiesfenoidal (Makovicky y Norell, 2004), el proceso cultriforme es largo y se proyecta horizontalmente, coincidiendo con la afirmación de Rauhut (2003) de que esta disposición de los elementos del basicráneo es característica de individuos de pequeño tamaño. En conclusión, el desarrollo del receso basiesfenoidal en los terópodos es una condición derivada con respecto a los prosaurópodos y a *Herrerasaurus*, mientras que la observación parcial del receso en vista posterior depende tanto del tamaño del animal como del desarrollo en profundidad del basicráneo, que se da en terópodos más derivados. La presencia de receso subselar es derivada en terópodos con respecto a los prosaurópodos, mientras que desarrollo del mismo, como su observación en vista anterior, es derivado con respecto a *Herrerasaurus*. Aparentemente esto último respondería al desarrollo en profundidad del basicráneo, principalmente del sector basipterigoideo del basiesfenoides.

#### **5.1.2.11 Variación en el desarrollo y orientación del proceso basipterigoideo**

En los terópodos no avianos, los procesos basipterigoideos, ya sean bien desarrollados y largos o poco desarrollados y cortos, se proyectan ventralmente desde el cuerpo del basiesfenoides. La orientación del par de procesos varía tanto en los diversos taxones que probablemente la forma y disposición de los mismos tenga valor taxonómico al momento de identificar especies.

**a) Procesos basipterigoideos divergentes.** En algunos terópodos los procesos basipterigoideos se proyectan lateralmente, divergiendo entre sí. Estos pueden estar proyectados anterolateralmente de manera tal que en vista ventral los tubérculos basales y los procesos basipterigoideos conforman una X, como en

*Herrerasaurus* (PVSJ 407) o el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411. En otros casos los procesos basipterigoideos pueden estar proyectados ventrolateralmente (e.g. *Ceratosaurus* (MWC 1, Fig. 2.12C,D), abelisáuridos, *Allosaurus* (UVP 5169, Fig. 2.10A,C) y *Troodon* (TMP 82.19.23, Fig. 2.17D)), por lo que en vista ventral no se forma una X bien marcada entre los tubérculos basales y los procesos basipterigoideos.

**b) Procesos basipterigoideos paralelos.** Otros terópodos presentan procesos que son más bien paralelos o que prácticamente no divergen entre sí, los cuales pueden estar proyectados anteroventralmente (e.g. *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073)) o pueden estar proyectados posteroventralmente (e.g. *Sinraptor* (IVPP 10600), *?Stokesosaurus clevelandi* (Chure y Madsen, 1998)).

La condición plesiomórfica de acuerdo al análisis filogenético realizado en esta Tesis, se observa en los prosaurópodos (Fig 2.20C), donde los procesos basipterigoideos son largos y divergentes, proyectados ventrolateralmente, que además se observan en vista posterior. Excepto por *Sinraptor* y los carcharodontosáuridos (Coria y Currie, 2002; Currie y Zhao, 1993b), en el resto de los terópodos estudiados el extremo distal del proceso basipterigoideo se encuentra aproximadamente alineado verticalmente con el proceso postorbital del lateroesfenoides, mientras que en dichos taxones se encuentra por detrás.

#### **5.1.2.12 Variación en la disposición y cantidad de forámenes de los nervios craneanos**

Si bien el patrón de distribución de los forámenes craneanos es constante en todos los terópodos, se observan variaciones en cuanto a la morfología (forma, tamaño) que estos presentan en los diversos taxones, como también en el número de forámenes para las ramas de algunos nervios craneanos (e.g. Trigémino (V) e Hipogloso (XII)).

**a) Foramen craneano I.** El nervio craneano I (Olfatorio) es un nervio que, al igual que el nervio VIII (Auditivo), no abandona la cavidad endocraneana. El tracto

olfatorio y los bulbos olfatorios (encerrados en la cápsula nasal) conforman el sector más anterior del encéfalo. El tracto olfatorio nace en una constricción anterior del telencéfalo (Kardong, 1999) y se proyecta anteriormente a través de una abertura de gran tamaño delimitada dorsalmente por el frontal y lateroventralmente por el orbitoesfenoides (excepto probablemente en *Giganotosaurus*, ver Capítulo 3). Esta abertura frecuentemente se identifica en los neurocráneos donde no se han osificado los elementos etmoidales, como el foramen craneano I. Solo cuando los elementos etmoidales se preservan osificados es posible observar el par de aberturas en el esfenetmoides, separadas por un septo internasal (mesetmoides) (e.g. neoceratosauros y algunos tetanuros basales como *Sinraptor* (IVPP 10600), carcharodontosáuridos y el celurosauro indet. MCF-PVPH 411).

**b) Forámenes craneanos II, III y IV.** El foramen craneano II (Óptico) está siempre incluido en el orbitoesfenoides. La única variación que presenta en su morfología es si se trata de forámenes separados o forámenes confluentes en la línea media, formando un único foramen dorsoventralmente deprimido (e.g. *Sinraptor*, celurosauro indet. MCF-PVPH 411). Los forámenes de los nervios craneanos III (Motor ocular común) y IV (Troclear) están delimitados entre el orbitoesfenoides y el lateroesfenoides. Generalmente el foramen III es el de mayor diámetro y se ubica ventral o posteriormente al foramen IV. Algunas variaciones se observan en la disposición del foramen III con respecto al II. El foramen craneano III se localiza por detrás del foramen II en el ejemplar MCF-PVPH 411, *Carnotaurus* (MACN-CH 894), *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) y *Acrocanthosaurus* (Franzosa y Rowe, 2005), mientras que se localiza lateralmente o dorsalmente al foramen II en *Sinraptor* (IVPP 10600), *Allosaurus* (UUVP 5961), y en los tiranosáuridos, siendo esta última la condición retenida con respecto a los prosaurópodos, como se deduce del molde endocraneano de *Plateosaurus* (Galton, 1985a, fig. 7).

**c) Foramen o forámenes para las ramas oftálmica y maxilomandibular del nervio Trigémico.** Las ramas del nervio Trigémico pueden salir a través de un único foramen en el neurocráneo (e.g. *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), *Carcharodontosaurus* (Contra Allain, 2002), *Ceratosaurus* (Allain, 2002; Currie y Carpenter, 2000 contra Madsen y Welles, 2000) y dromeosáuridos (Currie y



Carpenter, 2002)), o la rama oftálmica puede estar separada y salir a través de un pequeño foramen ( $V_1$ ) ubicado anteriormente al foramen maxilomandibular ( $V_{2,3}$ ) (e.g. abelisáuridos, *Allosaurus* (UUVP 5961), *Acrocanthosaurus* (Allain, 2002; Currie y Carpenter, 2000), el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, tiranosáuridos y troodontidos). En *Sinraptor* (IVPP 10600), se observa un estadio intermedio en el cual hay una única abertura en forma de ocho, debido a una constricción interpretada como una incipiente separación de la rama oftálmica, paso intermedio en la secuencia de estados de carácter que culmina con un foramen separado para la rama oftálmica (Currie y Zhao, 1993b). Esta probable separación incipiente, se menciona también para *Poekilopleuron? valesdunensis* y *Eustreptospondylus* (Allain, 2002), mientras que en “*Syntarsus*” la rama oftálmica deja impreso un surco sobre el lateroesfenoides (Raath, 1977). En los prosaurópodos hay un único foramen para las ramas del Trigémino, y esta sería la condición plesiomórfica, retenida en varios terópodos (Currie y Carpenter, 2000, entre otros). La presencia de un foramen separado para la rama oftálmica caracteriza a los neoceratosauria y a diversos grupos de Tetanurae (e.g. Tyrannosauridae). En algunos tiranosáuridos (e.g. *Tyrannosaurus rex* (LACM 150167)), se da una situación particular en la que el foramen  $V_{2,3}$  abre junto con el foramen craneano VII dentro de un profundo receso, cuya abertura es lo único que se observa en vista lateral del neurocráneo (Fig. 5.7).

**d) Foramen craneano VI.** A diferencia del resto de los nervios craneanos, el nervio VI (Abducens) atraviesa el basiesfenoides en el piso de la fosa medular, justo por detrás del *dorsum sellae*, para penetrar en la fosa pituitaria o para salir al exterior mediante un foramen en la cara lateral del basicráneo. En los prosaurópodos, el nervio VI penetra la fosa pituitaria, y esta sería la plesiomórfica presente en numerosos terópodos (e.g. celofisoideos como “*Syntarsus*” (Raath, 1977), abelisáuridos, *Piatnitzkysaurus*, carcharodontosáuridos y tiranosáuridos). En otros terópodos, el nervio VI no penetra la fosa pituitaria (e.g. ejemplar MCF-PVPH 411, *Sinraptor* (IVPP 10600), *Poekilopleuron? valesdunensis* (Allain, 2002) y *Troodon* (TMP86.36.457, Fig. 2.18C)), sino que atraviesa el basiesfnoides lateralmente a la fosa y sale al exterior a través de un foramen en la cara lateral del basiesfenoides, en cercanías del proceso cultriforme, por lo que suele verse mejor en una vista anterior del neurocráneo.

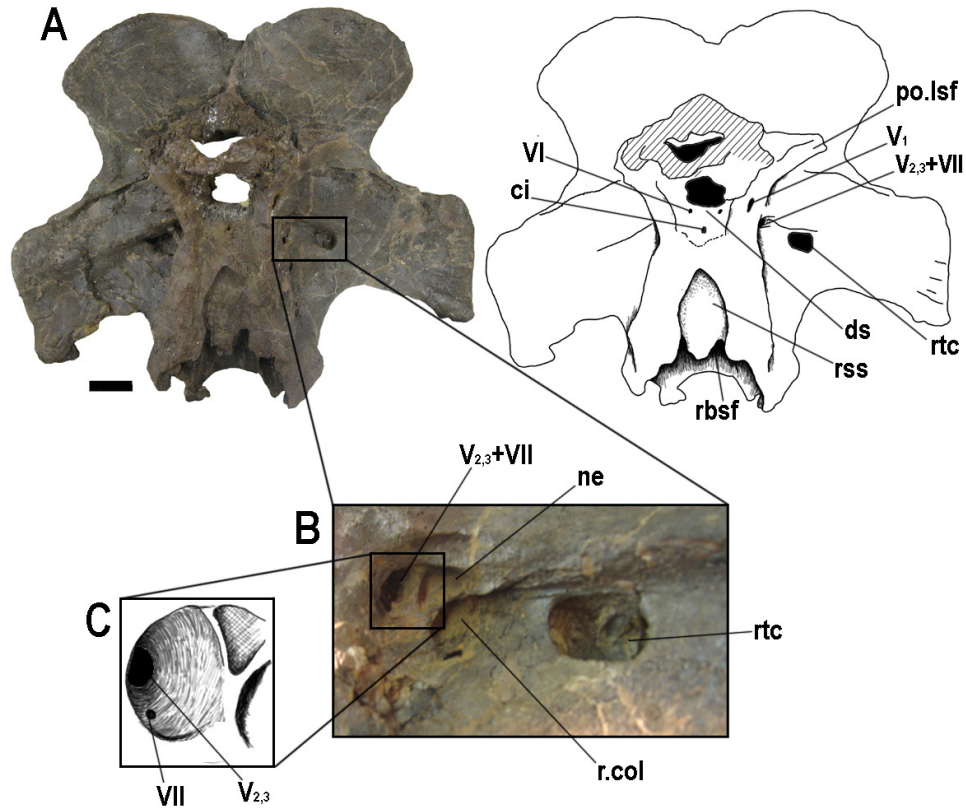


Fig. 5.7. *Tyrannosaurus rex* (LACM 150167). Neurocráneo (sin parietales ni frontales) en vista anterior (A), escala 5 cm. Detalle del proótico y opistótico en vista lateral (B) mostrando los forámenes nerviosos y neumáticos. Esquema del receso común en el que abren los forámenes V y VII en vista posterolateral (C). Escala: 1 cm.

**e) Foramen craneano VII.** Tanto en prosaurópodos como en terópodos las ramas del nervio craneano VII (Facial) salen a través de un único foramen que se localiza posteroventralmente al foramen V (o en su defecto  $V_{2,3}$ ). Esta disposición no sufre mayores variaciones, excepto en tiranosáuridos, donde como fuera mencionado anteriormente, los forámenes  $V_{2,3}$  y VII abren en el interior de un receso, siendo esa única abertura la que se observa en vista lateral del neurocráneo (Fig. 5.7). La presencia de un único foramen para el nervio VII es una condición plesiomórfica para los Theropoda, si bien es derivada dentro de Archosauria, observándose dos aberturas separadas para las ramas hiomandibular y palatina en el arcosauromofo *Euparkeria* (Gower y Weber, 1998).

**f) Foramen craneano para los nervios IX, X y XI** (ver más adelante 5.1.2.12.1).

**g) Foramen craneano XII (Hipogloso).** El o los forámenes para las ramas del nervio XII siempre abren en el exoccipital, lateralmente al cuello del cóndilo occipital. El número de forámenes se utiliza en marcos filogenéticos, si bien un número asimétrico de aberturas en el lado derecho e izquierdo de un mismo neurocráneo en cocodrilos actuales (Gasparini, com. pers.) y en algunos tiranosáuridos (Currie, com. pers.; dos forámenes del lado izquierdo y uno del lado derecho en *Nanotyrannus* (CMPH 7541)), sugieren que el carácter podría presentar variación intraespecífica. Si bien nunca fue mencionado en terópodos, en algunos saurópodos titanosaurios (Tidwell y Carpenter, 2003), endocranealmente hay dos forámenes para el nervio XII que se fusionan en una única abertura externa en el exoccipital. En los terópodos estudiados, el número de aberturas para el nervio XII varía de 1 a 3, siendo la condición compartida con los prosaurópodos la presencia de dos forámenes (e.g. *Allosaurus*, celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, los tiranosáuridos *Gorgosaurus* (MOR 557) y *Nanotyrannus* (calco de CMPH 7541), y el ornitomímido *Struthiomimus* (MP 90.26.01)), mientras que un único foramen se observa en *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073), *Sinraptor* (IVPP 10600), *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) y *Tyrannosaurus* (LACM 150167). En los abelisauroideos estudiados (*Abelisaurus*, *Aucasaurus*, *Carnotaurus*, *Ekrixinatosaurus* e *Ilokelesia*), la preservación del material no permite determinar la presencia de más de un foramen, excepto en *Abelisaurus* (MCPA 11.098) donde se observan dos forámenes internos para el nervio XII en el endocráneo. Finalmente *Troodon* (TMP 86.36.457; TMP 1.14.89) presenta tres forámenes para el nervio XII (Fig. 2.18A,D), pareciendo que el número de aberturas disminuye con el tamaño del animal.

#### **5.1.2.12.1 Foramen metótico, ubicación, nervios asociados, homologación con otros dinosaurios y arcosaurios actuales.**

Para los dinosaurios saurisquios, tanto saurópodos como terópodos, se reconoce en la bibliografía el uso difundido del término **foramen metótico** o yugular para aquel foramen (pequeño y circular en terópodos, grande y dorsoventralmente

elongado en saurópodos) a través del cual salen al exterior del neurocráneo los nervios craneanos IX, X, XI y vena yugular interna. Este foramen, delimitado entre el exoccipital y el opistótico, se localiza por detrás del receso columelar y anterior al o los forámenes del nervio XII. Su abertura interna (= *fovea ganglii vagoglosopharyngealis*), está delimitada entre la eminencia vestibular y el exoccipital.

Gower y Weber (1998) definieron que “cuando la fisura metótica del condrocráneo persiste como una única e indivisa abertura en el osteocráneo, se denomina foramen metótico, pero cuando está dividido el foramen anterior recibe el nombre de fenestra pseudorotunda (o rotunda, *foramen chlocae*, *apertura lateralis recessus scalae tympani*), mientras que el foramen posterior recibe el nombre de foramen yugular o vago,” (= *foramen lacerticum* y foramen yugular para Gow, 1990). Sin embargo, si bien los autores arriba mencionados consideran que en los terópodos se trata de una fisura metótica subdividida, como ocurre en escamados y arcosaurios actuales, el uso generalizado del término “foramen metótico” en terópodos y saurópodos, favorece su utilización. Cocodrilos y aves tienen una fisura metótica que se divide durante la ontogenia, mientras que los arcosaumorfos más tempranos, incluyendo a los proterosúquidos y erytrosúquidos, tienen una fisura metótica indivisa (de Beer, 1937; Rieppel, 1985; Gauthier *et al*, 1988 en Gower y Weber, 1998). Los mismos autores hacen referencia además al ducto perilinfático, el cual “en todos los amniotas recientes abandona la capsula ótica a través de un foramen (foramen perilinfático) e invade el foramen metótico” (Gower y Weber, 1998), con la función de liberar presión del oído interno. Más adelante se discutirá este último punto.

En los cocodrilos actuales, un gran foramen abre lateralmente al cóndilo occipital y al nervio XII, el *foramen vagi* (Iordansky, 1973), dentro del cual se reconocen tres canales, uno dorsolateral y dos ventromediales. El primero comunica internamente con las cavidades neumáticas timpánicas que rodean posterodorsalmente la cápsula ótica y la cavidad del oído medio, mientras que los otros dos corresponden al paso de los elementos nerviosos y/o vasculares IX, X y vena yugular interna (observaciones realizadas en el cráneo de dos especímenes, adulto y juvenil, del Crocodilia *Caiman yacare* y del molde endocraneano cedido por la Dra. P. Bona, Museo de La Plata). Según Iordansky (1973) el canal lateral

contiene el *Ramus communicans* (N. *sympathicus*) conectando los nervios VII y IX. En todo caso se trata de un canal que relaciona el canal de salida de los nervios IX-XI (sobre la cara posterior del neurocráneo) con la cavidad del oído medio o el receso ótico externo, de forma más o menos similar a lo que se observa en saurópodos y en los terópodos estudiados.

En las aves actuales, en el endocráneo se reconoce entre el exoccipital y el opistótico (en la eminencia vestibular) una depresión alongada verticalmente, denominada *fovea ganglii vagoglosopharyngealis* (Baumel y Witmer, 1993). Este receso aloja los ganglios de los nervios craneanos IX-X, los cuales abandonan el neurocráneo a través de la denominada **fosa parabasal**. La fosa parabasal o yugular es una depresión sobre la cara externa de la base del neurocráneo en la que desembocan los forámenes de los nervios VII, IX, X, y carótida cerebral, además de alojar el receso ótico externo en el que abre la ventana oval (Baumel y Witmer, 1993). El nervio XI abandona el endocráneo a través de un foramen separado que se localiza externamente en el neurocráneo, lateroventralmente a los forámenes del nervio craneano XII (observaciones personales realizadas en el neurocráneo de un espécimen subadulto del ave paleognata *Rhea americana*).

Según Gower y Weber (1998), los terópodos presentan una fisura metótica que en el osteocráneo está dividida, como en aves y cocodrilos actuales (si bien la disposición de las aberturas no es exactamente la misma). Sin embargo, en la mayoría de los terópodos estudiados, solo es posible observar el foramen externo localizado lateroventralmente al foramen XII y delimitado entre exoccipital y opistótico. El canal de este foramen se encuentra generalmente relleno de sedimento en el mejor de los casos y la abertura interna se observa solo en neurocráneos de los que se a vaciado la cavidad endocraneana (e.g. celurosaurio indet. MCF-PVPH 411). En tres casos particulares (ejemplar MCF-PVPH 411, *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1) y *Tyrannosaurus* (LACM 150167)), el canal del foramen metótico fue preparado, pudiéndose reconocer un conducto de importante diámetro a través del cual saldrían del endocráneo los nervios IX al XI, ya que no se observan otros forámenes independientes en el endocráneo además del XII, excepto en *Giganotosaurus*. En este taxón, uno de los nervios (probablemente el XI) abandona la cavidad endocraneana a

través de un foramen separado de los otros nervios, pero desemboca externamente en el mismo foramen que los nervios IX y X (Fig. 3.59). Contrariamente, en el celurosauio indet. MCF-PVPH 411, los nervios X-XI abandonan la cavidad endocraneana a través del mismo foramen, pero el nervio X se separa antes de llegar al foramen metótico y sale al exterior a través de un foramen ubicado posteroventralmente al receso columelar, en la cara lateral del neurocráneo (Fig. 3.48). Esta condición no se observó en ninguno de los terópodos estudiados, excepto con dudas en *Abelisaurus*, y solo fue mencionada para *Troodon* (Currie y Zhao, 1993a) y con dudas para *Dromaeosaurus* (Currie, 1995). Sobre la pared anterior del canal metótico del ejemplar MCF-PVPH 411, hay otra abertura que comunica anteriormente con el interior del receso columelar. Dicha conexión entre el receso columelar y el foramen metótico, se corresponde probablemente con el ducto presente en cocodrilos actuales que contiene el N. *Ramus comunicans* (según Iordansky, 1973) o con el “ducto perilinfático” (Gower y Weber, 1998) mencionado anteriormente.

**Saurópodos.** En los terópodos, el tamaño del foramen a través del cual salen los nervios IX-XI y vena yugular interna (“foramen metótico” de aquí en más) es de diámetro relativamente reducido en comparación al foramen metótico que presentan los saurópodos. En el neurocráneo de saurópodo, el foramen metótico es grande y dorsoventralmente elongado, y está separado de la ventana oval por solo unos milímetros de hueso (la diferencia en el desarrollo y disposición de estos elementos en terópodos y en saurópodos se discutió en la sección 5.1.2.9). En los saurópodos, la comunicación del foramen metótico con la ventana oval es más evidente, a través de la fenestra pseudorotunda, como claramente puede observarse en los titanosáuridos *Saltasaurus* (PVL 4017-161) y más aún en *Bonatitan* (MACN-RN 821) y el ejemplar MGPIFD-GR 118, basicráneo en el que se observa el oído interno en corte transversal al nivel del vestíbulo (Paulina Carabajal y Salgado, 1997). En este material se observa claramente cómo la fenestra pseudorotunda (= ducto perilinfático de Gow, 1990), desemboca en la pared anterior del canal del foramen metótico, comunicando éste con el oído interno (al nivel del vestíbulo, por debajo del laberinto óseo) y confirmado su participación en la liberación de presión en el oído interno. La diferencia principal entre saurópodos y teópodos radica en que en los primeros el

foramen metótico abre en un receso junto con la ventana oval y está separado de esta por un pequeño septo, mientras que en los segundos el foramen metótico queda restringido en la región occipital del neurocráneo, quedando separado del receso columelar por una *crista tuberalis* bien desarrollada.

**Ornitisquios.** En los hadrosaurios (e.g. *Kritosaurus australis*, MACN-RN 143), se reconoce por delante del foramen XII la presencia de un receso (equivalente al foramen metótico de terópodos y saurópodos) que se divide internamente en tres pequeños forámenes de distinto diámetro, de los cuales el mayor corresponde al nervio X, mientras que de los otros dos forámenes el más anterior probablemente sea el que esté en comunicación con el receso columelar. En base a esta información, surge entonces que la presencia de una única abertura que comunica con un canal de diámetro importante a través del cual pasan los nervios craneanos IX-XI y vena yugular interna sería propia de los Saurischia (saurópodos y terópodos, con variaciones en algunos taxones). Para los Ornithischia la situación es más similar a la que se observa en cocodrilos actuales, donde un conjunto de forámenes (para nervios craneanos IX-XI y vena yugular interna) desemboca en un receso o en una abertura común (obs. pers. en *Caiman yacare*). En los hadrosaurios el receso común en el que abren los forámenes X-XI se localiza sobre la cara lateral del neurocráneo, mientras que en los ceratópsidos (e.g. *Pachyrhinosaurus*, TMP 89.55.517; TMP 89. 55. 1243 y *Triceratops* (Anderson, 1999)), abre anteroventralmente al foramen XII, por detrás de la rama ventral del opistótico, y no se observa en vista lateral del neurocráneo. Para *Triceratops* se ha descrito una comunicación entre este foramen posterior y otro que abre en la cara lateral del neurocráneo (*foramen lacerum*, Anderson, 1999) que corresponde probablemente al receso columelar. Finalmente, cabe mencionar que Norell y Makovicky (2002) utilizan en su análisis filogenético de los Theropoda dos estados de carácter para la salida de los nervios craneanos en cuestión que pueden parecer contradictorios con esta interpretación [*exits of cranial nerve X-XII flush with surface of exoccipital (0) or cranial nerve exits located together in a bowl-like basiesfenoid depression*]. Estos autores no hacen referencia al modo en que esos nervios atraviesan la pared del neurocráneo sino al hecho que los forámenes se observen directamente sobre la superficie del hueso o dentro de un receso poco

profundo excavado en el exoccipital y/u opistótico, como ocurre en *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073) (ver carácter 109 del análisis filogenético de esta Tesis).

Poder determinar con mayor precisión la morfología y disposición de los forámenes nerviosos resultantes en el osteocráneo a partir de la fisura metótica embrionaria y su homología entre terópodos no avianos, el resto de los dinosaurios y las aves actuales, dependerá de la cantidad y calidad de especímenes con neurocráneo que se registren en el futuro. Por el momento, la condición plesiomórfica, presente en los prosaurópodos, es la de un foramen metótico medianamente grande que se observa parcialmente tanto en vista posterior como en vista lateral, condición retenida en los celofisoideos “*Syntarsus*” (Raath, 1977; 1985) y *Coelophysis* (Colbert, 1989), pero no en *Herrerasaurus* (PVSJ 407). En los terópodos, la condición plesiomórfica es aquella en la que todos los elementos nerviosos comprometidos (IX, X y XI) abandonan lateralmente el neurocráneo. En el caso particular de *Dromaeosaurus* (AMNH 5356), si bien hay una salida aparentemente importante en la cara lateral del neurocráneo, el foramen metótico se observa solo en vista occipital (foramen “X” para Currie, 1995, figs. 4 y 6).

#### **5.1.2.13. Variación en el desarrollo del receso flocular**

La presencia de receso flocular en los terópodos es una condición plesiomórfica compartida con los prosaurópodos pero no con los saurópodos. En los terópodos no avianos estudiados, el receso flocular varía en forma y en tamaño relativo, ya que esta cavidad encierra una proyección del cerebelo cuya tendencia a aumentar de tamaño en los maniraptores concuerda con el aumento de encefalización que se produce en este grupo de terópodos (Larsson *et al.*, 2000). El receso flocular aloja al *floculus* del cerebelo, que está a su vez relacionado con el oído interno (el receso flocular se proyecta por el centro del canal semicircular anterior) y cuyas dimensiones dependen de la capacidad motriz, balance y equilibrio desarrollados (Witmer *et al.*, 2003). En cuanto al tamaño relativo del receso flocular, este alcanza las mayores dimensiones relativas en las aves modernas y en los terópodos maniraptoriformes, como dromeosáuridos (Currie, 1995, fig. 6 B), troodontidos (*Troodon*, Fig. 2.18B) y ornitomímidos (Makovicky *et al.* 1998).



En cuanto a la forma del receso, *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1), *Piatnitzkysaurus* (PVL 4074), el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, *Tyrannosaurus* (LACM 150167) y *Sinraptor* (IVPP 10600) tienen recesos floculares relativamente pequeños, cuyo diámetro no supera en dos veces el diámetro del foramen V, y de forma semicircular u oval, mientras que en los abelisáuridos *Abelisaurus* (MPCA 11.098) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236), y en el tiranosáurido *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01) se observa un receso flocular también relativamente pequeño, pero alargado y en forma de ocho (Fig. 5.8). Según Currie (com. pers.) el receso flocular alargado podría surgir a partir de un receso circular como resultado del crecimiento durante el desarrollo de estos grandes terópodos. Sin embargo, la presencia de un receso flocular circular en el endocráneo adulto de *Giganotosaurus* y *Tyrannosaurus*, dos de los terópodos más grandes conocidos, así como la presencia de un receso en forma de ocho en el endocráneo adulto de *Aucasaurus*, no soportarían este argumento. A su vez, la presencia de receso flocular circular y en forma de ocho en representantes de una misma familia (e.g. *Tyrannosaurus* y *Daspletosaurus*, respectivamente), presenta un inconveniente para la utilización del carácter, y no se cuenta aun con herramientas para explicar las convergencias entre la morfología del receso flocular de *Daspletosaurus* y *Aucasaurus*.

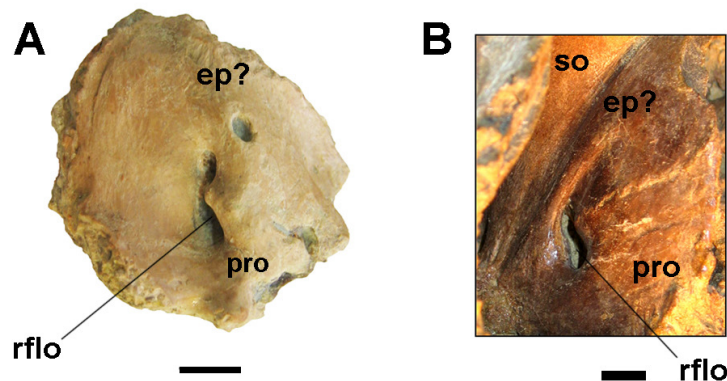


Fig. 5. 8. *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH 236), proótico derecho en vista medial (A). *Daspletosaurus* sp. (TMP 2001.36.01), proótico izquierdo en vista medial (B). Escala: 1 cm. Abreviaturas en pág. 19.

**¿Cuál es la significancia del receso flocular?** Algunos aspectos ya fueron discutidos en la sección 5.1.1. El receso flocular no caracteriza a animales cuya dieta es estrictamente carnívora porque está en prosaurópodos (asumiendo que estos son herbívoros) y en terópodos no avianos edéntulos (e.g. ornitomímidos y oviraptóridos), cuya dieta se considera en base a vegetación (Barret, 2005). La presencia de receso flocular en terópodos y su ausencia en saurópodos y algunos ornitisquios podría estar en relación con el desarrollo de visión estereoscópica, ya que el *floculus* del cerebelo tiene importantes conexiones tanto con el sistema vestibular (laberinto óseo del oído interno del cual dependen balance y equilibrio) como con los músculos del ojo (Witmer, *et al.*, 2003). También podría relacionarse con el grado de bipedalismo desarrollado. Por el momento, lo único que se puede asegurar en relación a la evolución del neurocráneo de los Theropoda, es que el receso flocular definitivamente aumenta de tamaño en relación con la adquisición de adaptaciones motrices complejas. Tal es así, que el receso flocular alcanza los mayores tamaños relativos (incluso hiperdesarrollo) en los reptiles voladores: pterosaurios y terópodos avianos modernos (Witmer *et al.*, 2003).

### 5.1.3. Conclusiones

Como se desprende de le análisis anterior, el neurocráneo no es una unidad morfológica estática, sino que está afectada por diferentes sistemas funcionales (Holliday y Witmer, 2004) que delimitan “dominios” que determinan su morfología. Los cambios que se observan a lo largo de la evolución en el neurocráneo de los terópodos no se producen de manera equitativa o con la misma intensidad en todas sus partes o “dominios”. El sector más sensible del neurocráneo es el techo craneano (formado por parietales y frontales), mientras que el basicráneo tiende a mantener su morfología básica en prácticamente todos los grupos. Esto implica que el basicráneo es más conservativo que el techo craneano, ya que los parietales y principalmente los frontales, están más expuestos a las fuerzas adaptativas externas (Currie, 1997a) debido a su estrecha relación con los elementos del hocico. Así por ejemplo, la fuerza de mordida y el modo en que la fuerza de tensión se disipa en el techo craneano influye en la forma y disposición que adquiere la sutura frontoparietal

(Rayfield *et al.*, 2001). En este sentido, las estructuras que están más “afectadas” por encontrarse en contacto con elementos cuya morfología depende de las adaptaciones al ambiente, son los frontales y parietales en el techo craneano y los procesos basipterigoideos (que articulan con elementos del paladar) en la parte anteroventral del basicráneo. El análisis filogenético sin embargo (Capítulo 4), arrojó como resultado que los caracteres basicraneanos muestran un alto grado de homoplasia, que no sería esperable en una estructura esquelética más conservativa (Sobral y Langer, 2008). Algunos agentes productores de variación son la preservación, el estadio ontogenético (e.g. ausencia de receso basipterigoideo en un ejemplar de *Daspletosaurus* (TMP 2001.36.01) adulto cuando está presente en un ejemplar juvenil (Currie, 2003)), o la dependencia del tamaño del animal (e.g. participación del frontal en la formación del margen dorsal de la órbita, la cual se reduce a lo largo de la ontogenia en los tiranosáuridos (Currie, com. pers.)). La presencia de elementos etmoidales o del septo interorbitario osificados se repite en individuos adultos de taxones para los que no se conocen juveniles. Se conocen sin embargo, muy pocas series ontogenéticas entre los diversos clados de terópodos, por lo que estas son cuestiones a tener en cuenta en estudios posteriores.

En el neurocráneo de los Theropoda, los frontales pueden presentar formas y tamaños relativos muy variables, si bien siempre se trata de un elemento más largo que el parietal, con la excepción del frontal de los oviraptorosaurios (Osmólska *et al.*, 2004; Rauhut, 2003). La presencia de ornamentación, principalmente en el frontal, caracteriza a los abelisáuridos, sin embargo se desconoce por falta de registro si la ornamentación está presente en individuos juveniles. Esto es importante ya que en los cocodrilos actuales la ornamentación del techo craneano se acentúa con la edad (Iordansky, 1973), si bien en el techo craneano del juvenil ya se vislumbra el patrón de ornamentación, sobre todo en el parietal (*Caiman yacare*, obs. pers.). En general los caracteres del frontal (forma, tamaño y ornamentación) tienen un valor taxonómico importante, e incluso son utilizados en determinados casos para la identificación de taxones al nivel de especie a partir de un elemento aislado, como es el caso para los tiranosáuridos y troodontidos de Alberta, Canadá, (Currie, 1987), de los que sin embargo se recolectaron numerosos ejemplares y se conocen series ontogenéticas. Si bien no se trata de caracteres diagnósticos para los

terópodos, el conjunto de características de un frontal puede sin embargo marcar tendencias evolutivas, que sumadas a otro tipo de información (edad y procedencia), son útiles para el reconocimiento de taxones.

Durante el desarrollo del análisis filogenético (Capítulo 4), pudo notarse que la posición de determinados taxones en un árbol filogenético cambia si se tienen en cuenta además de los caracteres neurocraneanos, caracteres de elementos craneanos como el cuadrado, escamoso, lagrimal y postorbital, y caracteres postcraneanos. Sin embargo, aunque estos caracteres no resuelven por sí solos los interrogantes acerca de las interrelaciones filogenéticas de los terópodos, sí aportan valiosa información acerca de cómo fue la evolución del neurocráneo en el linaje y cuáles son los taxones que han acumulado más transformaciones. Por ejemplo, está demostrado que a lo largo de la evolución del encéfalo en diversos grupos fósiles, entre ellos los reptiles, los cambios que se dan en el desarrollo del mismo se reflejan principalmente en el frontal, ya que es el elemento que recubre la parte correspondiente a los hemisferios cerebrales, que es la parte del encéfalo que más se modifica (Larsson *et al.*, 2000). Este aumento de encefalización habría comenzado en pequeños terópodos no avianos como dromaeosáuridos y troodontidos, como estaría indicando entre otras cosas, la presencia de impresiones de elementos vasculares en la cara ventral del frontal y otros elementos endocraneanos, que implica que el encéfalo ocupaba la totalidad de la cavidad endocraneana (Evans, 2005; Osmólska, 2004). El resto de los terópodos no maniraptoriformes, posee un encéfalo menos derivado y más “reptiliano”, morfológicamente similar al de los cocodrilos actuales (Franzosa y Rowe, 2005; Hopson, 1979, 1980; Larsson, 2001; Larsson *et al.*, 2000; Maleev, 1965; Rogers, 1999; Sanders y Smith, 2005). Los cálculos de *coeficiente de encefalización* (relación del tamaño del cerebro medido/tamaño del cerebro esperado para un arcosaurio de la misma masa corporal) indican que entre los dinosaurios, los terópodos y algunos ornitópodos poseen los cerebros más grandes, pero que sin embargo el tamaño relativo del cerebro de todos los dinosaurios (con la excepción de los coelurosaurios maniraptoriformes) se encuentra en el rango de los cocodrilos actuales (Hopson, 1980). Estudios más recientes indican que dentro de los Theropoda, el aumento de encefalización aparentemente sería una sinapomorfia de

los maniraptoriformes (Osmólska, 2004), clado que incluiría a los ornitomimosaurios, troodontidos, dromaeosáuridos y oviraptorosaurios (Maryanska *et al.*, 2002).

Finalizando, no hay una forma simple de definir si un neurocráneo es primitivo o derivado, sino que el neurocráneo de cada grupo de terópodos se caracteriza por una serie particular de caracteres tanto plesiomórficos como apomórficos. Si bien no hay caracteres neurocraneanos aislados que por sí mismos sean totalmente diagnósticos, un conjunto de caracteres puede determinar un grado de afinidad y relación entre dos o más taxones. El neurocráneo que presentan los terópodos más basales, es un neurocráneo pequeño y horizontal, con un techo craneano longitudinalmente largo y un basicráneo poco profundo en el cual la distancia entre los tubérculos basales y los procesos basipterigoideos es axialmente más larga que ancha y con un proceso cultriforme largo que se proyecta horizontalmente. Se caracterizan generalmente por la ausencia de osificación de los elementos etmoidales y poca neumaticidad, sobre todo en los elementos extra-basicaenanos, si bien hay excepciones. Endocranealmente, una condición que no se ha registrado en terópodos derivados, es el contacto ventromedial entre los proóticos, por encima del *dorsum sellae*. Los neurocráneos más derivados presentan grandes dimensiones, excepto en los Maniraptora. Este neurocráneo sufre un acortamiento anteroposterior (Chure y Madsen, 1998), a la vez que el basicráneo se hace más profundo y el proceso cultriforme, ya sea corto o largo, se proyecta anterodorsalmente antes de volverse horizontal distalmente. En los Maniraptora del Cretácico Superior, se vuelve secundariamente a neurocráneos pequeño y bajo, incluso globoso, con un proceso cultriforme largo y horizontalmente proyectado. Estos neurocráneos presentan características similares a la de las aves modernas como ser altamente neumáticos, sobre todo el basicráneo, presentar un acortamiento de los procesos paraoccipitales y un techo craneano curvo, donde el parietal es globoso y posteroventralmente inclinado.

### 5.1.3.1. Caracterización del neurocráneos de terópodos argentinos

Los caracteres neurocraneanos que en conjunto caracterizan a cada taxón, se mencionan a continuación. En primer lugar, se enumeran las caracteísticas propias del grupo o del taxón que fueran descritas anteriormente (Capítulo 3), seguidamente de las autamomorfias indicadas por el análisis filogenético (Capítulo 4). La información proviene de ambas fuentes, debido a que para enfatizar las relaciones filogenéticas entre los terópodos, muchas autapomorfias reconocidas *a priori* no fueron utilizadas en el análisis filogenético.

#### **Herrerasauridae**

##### ***Herrerasaurus***

Neurocráneo axialmente largo y bajo. Techo craneano plano con frontales largos y triangulares que participan en el margen dorsal de la órbita; fosas supratemporales que afectan solo el sector más posterior de los frontales, separadas entre si por una barra sagital plana y ancha; cresta nucal baja y en forma de V en vista dorsal. Basicráneo bajo y horizontal, con un receso basiesfenoidal reducido a un foramen y un receso subselar poco desarrollado que solo se observa en vista ventral. Proceso cultriforme largo y proyectado horizontalmente. Procesos paraoccipitales sólidos y poco profundos (no superan en dos veces la altura del foramen magno), borde ventral del proceso paraoccipital por encima del borde dorsal del cóndilo.

**Autapomorfias resultantes del análisis.** Para todos los dos árboles: Char. 3 (0→1): Sutura interparietal no visible, parietales fusionados. Char. 47 (0→1): Longitud del proceso cultriforme igual o menor a la distancia entre tubérculo basal y proceso basipterigoideo. Char. 49 (0→1): Tubérculo basal formado por basioccipital posteriormente y basiesfenoides que participa además medialmente y/o lateralmente. Char. 77(0→12): Char. 83 (0→1): Impresión o borde del foramen posttemporal sobre el proceso paraoccipital, presente. Algunos árboles: Char. 18 (0→1): Frontales se angostan anteriormente en dos cuñas que se proyectan por delante del contacto interfrontal, sutura frontonasal en forma de W. Char. 27 (0→1): Proceso postorbital del frontal poco desarrollado lateralmente. Char. 50 (0→1): Distancia entre tubérculos basales: igual o menor que el ancho del cóndilo. Char. 67 (0→1): Proceso postorbital del lateroesfenoides deprimido dorsoventralmente.

***Zupaysaurus.***

Frontales lisos, largos y triangulares que participan ampliamente en el margen dorsal de la órbita. Longitud del frontal por delante de la fosa supratemporal mayor que la longitud afectada por la fosa. Barra sagital ancha y plana, de márgenes paralelos.

**Autapomorfias resultado del análisis.** Para los dos árboles: Char. 60 (0→1): Proceso paraoccipital distalmente inclinado posteroventralmente. [Algunos árboles: Char. 1: 0→2, Char. 16: 1→0, Char. 29: 1→0, Char. 77: 2→1, Char. 79: 0→1, por definición de los caracteres ver Capítulo 4)].

***Piatnitzkysaurus***

Frontal largo y triangular, que participa en la formación del margen dorsal de la órbita. Receso basiesfenoidal amplio que se observa solo ventralmente. Receso timpánico lateral ampliamente desarrollado y separado de su contraparte solo por una lámina de hueso anteriormente. Receso subselar bien desarrollado que se observa parcialmente en vista anterior. Proceso paraoccipital poco profundo y macizo, receso timpánico caudal ausente. Presencia de receso paracondilar. Forámenes XII y metótico abren en un receso. Procesos basipterigoideos cortos, redondeados y paralelos, proyectados solo ventral y anteriormente. Polígono formado entre los tubérculos basales y procesos basipterigoideos más largo que ancho, que se angosta anteriormente. Cresta preótica bien desarrollada y presencia de cresta subótica. Endocranealmente, flexura pontina muy marcada y presencia de eminencia medular.

**Autapomorfias resultado del análisis.** Para los dos árboles: Char. 1 (0→1): Sutura frontoparietal en forma de “V”. Char. 7 (0→1): Proceso anteromedial (dorsal) del parietal separando posteriormente ambos frontales, presente. Char. 43 (1→0): Proceso basipterigoideo comprimido lateralmente, sólido, cara lateral plana. Char. 71 (0→1): Cresta subótica separando los forámenes craneanos V y VII del receso columelar presente, pero continua con la cresta preótica. Char 83 (0→1): Impresión o borde del foramen posttemporal sobre el proceso paraoccipital, presente. Uno de los árboles: Char. 16 (1→0): Largo del frontal, mayor que el ancho interorbital transversal del par de frontales. Char. 39 (0→1): Extremos distales de los procesos basipterigoideos aproximadamente al mismo nivel que los tubérculos basales. Char.

41 (0→1): Proceso basipterigoideo abreviado o ausente. Char. 87 (0→1): Bolsillo subcondilar bien desarrollado. Char. 88 (0→1): Bolsillo paracondilar, presente. Char. 91 (1→0): Receso basiesfenoidal o superficie ventral del basiesfenoides, solo se observa en vista ventral. Char. 107 (1→0): Foramen del nervio craneano VII alongado o en forma de ocho. Char. 109 (0→1): Foramen/forámenes del nervio craneano XII y foramen metótico abren en un receso lateral al cóndilo. Char. 110 (0→1): Surco marcado sobre el proótico para las ramas maxilar e hiomandibular del nervio craneano VII, presente.

### **Abelosauridae**

Neurocráneos largos, altos y comprimidos. Techo craneano con frontales cortos y ornamentados, excluidos del margen dorsal de la órbita por contacto entre postorbital y lagrimal. Frontales y parietales ornamentados, pueden desarrollar estructuras pares o impares en forma de cuerno o domos. Fosas supratemporales que afectan ampliamente al frontal, separadas por una barra sagital delgada que puede tener forma de cresta en el parietal, si bien se ensancha ampliamente en el frontal. Parietal con un proceso posterodorsal que además emite una proyección posteromedial que solapa el supraoccipital. Elementos etmoidales fusionados al frontal, esfenetmoides en forma de anillo. Tracto olfatorio largo. Septo interorbitario osificado y laminar. Rama oftálmica del nervio Trigémico separada. Tubérculos basales fusionados formando una placa cuadrangular en vista posterior. Receso basiesfenoidal amplio que solo se observa en vista ventral, receso subselar ampliamente desarrollado y visible tanto ventral como anteriormente. Receso timpánico lateral bien desarrollado. Cresta preótica bien desarrollada. Nervio VI penetra la fosa pituitaria.

#### **➤ Carnotaurus**

Frontales ornamentados, con un par de estructuras en forma de cuerno. Sector posterior de la barra sagital delgada, en forma de cresta.

**Autapomorfías resultado del análisis.** Para los dos árboles: Char. 109 (1→0): Foramen/forámenes del nervio craneano XII y foramen metótico abren en la superficie del exoccipital o en un receso poco profundo.



➤ *Abelisaurus*

Frontales ornamentados, que forman domos orbitales. Sector posterior de la barra sagital delgada, en forma de cresta. Carótidas internas penetran la fosa pituitaria a través de forámenes separados.

**Autapomorfías resultado del análisis.** Para los dos árboles: Char. 40 (1→0): Distancia entre los procesos basipterigoideos mayor que entre los tubérculos basales. Char. 108 (1→0): Nervio craneano XII: dos forámenes externos en el exoccipital. Uno de los árboles: Char. 103 (1→0): Foramen craneano V (o V<sub>2,3</sub>) se localiza por delante de la cresta nual.

➤ *Aucasaurus*:

Frontales ornamentados pero sin cuernos ni domos pronunciados. Sector posterior de la barra sagital delgada pero sin formar una cresta. Proceso posterodorsal del parietal poco pronunciado. Receso flocular elongado y en forma de ocho.

**Autapomorfías resultado del análisis:** Para los dos árboles: Char. 2 (0→1): Sutura frontoparietal engrosada.

**Carcharodontosauridae**

*Giganotosaurus*

Fosas supratemporales ampliamente separadas entre sí por una barra sagital plana pero inclinada, que afectan poco a los frontales y que no se observan bien dorsalmente. Frontal excluido del margen de la órbita por postorbital y lagrimal + palpebral. Cresta nual fuertemente inclinada hacia delante. Proyección posteromedial del parietal solapando el supraoccipital. Sector posteroventral del basicráneo proyectado posteroventralmente. Elementos etmoidales osificados y fusionados al frontal, esfenetmoides en forma de anillo. Septo interorbitario osificados, ensanchado anteroventralmente. Único foramen para las ramas del Trigémino. Proceso postorbital del lateroesfenoides deprimido. Muesca en la cresta tuberalis que aloja al receso columelar, parcialmente oculto en vista lateral. En el endocráneo, foramen separado para el nervio craneano XI (si bien abandona el neurocráneo a través de la misma abertura externa que los nervios IX y X).

Lateroesfenoides desplaza ventromedialmente al orbitoesfenoides, el cual pierde contacto con los elementos etmoidales (inferido a partir de estructuras y forámenes, no hay suturas visibles).

### **Sin autapomorfías resultado del análisis**

#### **Celurosaurio indet. MCF-PVPH 411**

Frontal ampliamente afectado por las fosas supratemporales, separadas entre sí por una barra sagital delgada en forma de cresta. Frontal casi excluido del margen orbitario por cercanía entre el postorbital y el prefrontal. Receso basiesfenoidal ampliamente desarrollado frontales lateroventralmente inclinados formando un techo craneano “a dos aguas”. Borde anterior de la fosa supratemporal no transversal, orientado anterolateralmente. Foramen posteroventral al receso columelar para el nervio craneano IX?. Receso basiesfenoidal bien desarrollado, con dos forámenes neumáticos que internamente se proyectan hasta el cuello del cóndilo occipital. Receso timpánico lateral sumamente reducido. Presencia de receso basipterigoideo. Receso subselar ausente. Marca profunda del epipterigoides en el lateroesfenoides. Elementos etmoidales osificados pero no fusionados al frontal, en forma de “U”. Tracto olfatorio corto. Longitud del proceso cultriforme no supera la distancia entre tubérculos basales y procesos basipterigoideos. Rama oftálmica del Trigémino separada. Dos forámenes para el nervio craneano XII. Receso flocular oval. Carótidas internas ingresan a la fosa pituitaria a través de un único foramen. Nervio VI no atraviesa la fosa pituitaria.

**Autapomorfías resultado del análisis.** Para los dos árboles: Char. 14 (0→1): Frontal, relación entre el ancho transversal del sector que techas el endocráneo y el sector orbitario aproximadamente de 0.5 (ambos sectores aproximadamente iguales). Char. 23 (1→2): Borde anterior de la fosa supratemporal ampliamente abierto hacia delante. Char. 40 (1→0): Distancia entre los procesos basipterigoideos mayor que entre los tubérculos basales. Char. 44 (1→0): Proceso cultriforme proyectado anteriormente de manera horizontal. Char. 49 (0→1): Tubérculo basal formado por basioccipital posteriormente y basiesfenoides que participa además medialmente y/o lateralmente. Char. 70 (1→0): Cresta preótica reducida. Char. 84

(0→1): Sector dorsal de la región occipital del neurocráneo inclinada posteroventralmente. Char. 102 (0→1): Foramen craneano III se localiza posteriormente al foramen craneano II. Char. 107 (1→0): Foramen del nervio craneano VII alongado o en forma de ocho. Solo uno de los árboles: Char. 6 (1→0): Cresta sagital ausente, fosas supratemporales próximas entre si al menos posteriormente. Char. 39 (1→0): Extremos distales de los procesos basipterigoideos más ventrales que los tubérculos basales. Char. 47 (0→1): Longitud del proceso cultriforme igual o menor a la distancia entre tubérculo basal y proceso basipterigoideo. Char. 92 (0→1): Receso basipterigoideo presente. Char. 93 (1→2): Receso subselar ausente. Char. 106 (0→1): Foramen craneano VII ubicado posteriormente al foramen craneano V. Uno de los árboles: Char. 109 (1→0): Foramen/forámenes del nervio craneano XII y foramen metótico abren en la superficie del exoccipital o en un receso poco profundo

## 5.2. SINTESIS

5.2.1. Con el fin de abordar el Primer Objetivo General: **Incrementar el conocimiento del neurocráneo de los terópodos registrados en la Argentina**, se llevaron a cabo los siguientes trabajos y estudios:

- Se preparó manualmente el material neurocraneano, incluyendo cavidad endocraneana, referido de los siguientes taxones: el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH 236), *Giganotosaurus carolinii* (MUCPV-CH 1), *Tyrannosaurus rex* (LACM 150165), *Daspletosaurus* sp (TMP 2001.36.01) y *Sinraptor dongi* (IVPP 10600) (Capítulo 2).
- Se efectuó una tomografía computada del ejemplar MCF-PVPH 411 (Calgary, Canadá) y se analizaron otras realizadas previamente (para *Abelisaurus*, *Acrocanthosaurus*, *Albertosaurus*, *Carcharodontosaurus*, *Giganotosaurus*, *Herrerasaurus*, *Sinraptor* y *Troodon*), cedidas por otros investigadores (Capítulo 2).
- Se fotografió e ilustró todo el material neurocraneano revisado en instituciones científicas del país y del exterior incluido en esta Tesis Doctoral. Fueron confeccionadas 179 Figuras originales (ver índice de Tablas y Figuras, pág. 534).
- Se confeccionaron tablas con listados de taxones y materiales descritos o redescritos en la Tesis, taxones y especímenes de dinosaurios consultados con fines comparativos y Taxones utilizados en el análisis filogenético, entre otras (Capítulos 2 y 4).
- Se incluyó una Tabla de características neurocraneanas de saurópodos y terópodos, mostrando las principales diferencias en el neurocráneo de los Saurischia (Capítulo 5).

- Durante el desarrollo de la Tesis se advirtió que era imprescindible efectuar una delimitación semántica del término “neurocráneo”, definiéndolo conceptualmente (Capítulo 3.1.1). Debido a la cantidad de sinónimos en la terminología de las estructuras del neurocráneo encontrados en la bibliografía (tanto en Castellano como en Inglés), se elaboró un glosario (pág. 511) acompañado con una Tabla de Sinónimos (pág. 528).
  
- Se efectuó una caracterización monográfica general de la anatomía del neurocráneo, descrito por regiones, acompañada con ilustraciones esquemáticas (Figs. 3.1-3.3) del neurocráneo de un Theropoda hipotético con la finalidad de mostrar los elementos óseos involucrados en la formación de todas las posibles estructuras y recesos neumáticos presentes en estos dinosaurios. La caracterización general del neurocráneo de los Theropoda se realizó mediante la comparación con el neurocráneo de otros Saurischia (saurópodos) y otros dinosaurios (prosaurópodos y algunos ornitisquios). Como resultado, una tabla de diferencias morfológicas entre el neurocráneo de los terópodos y los saurópodos fue elaborada, incluyendo tanto citas bibliográficas como propuestas originales (tabla 5.1). En una segunda instancia, fueron tratadas las variaciones en el neurocráneo de los diversos clados de Theropoda (Capítulo 5, sección 5.2), tales como:
  - Variabilidad en la composición y forma del cóndilo occipital (5.2.1).
  - Relación de tamaño entre el cóndilo occipital y el foramen magno (5.2.2).
  - Grado de participación del frontal en el margen dorsal de la órbita (5.2.3).
  - Tamaño relativo de la fosa supratemporal y su relación con el tamaño corporal y la dieta (5.2.4).
  - El desarrollo de la cresta nuchal (5.2.5).
  - El desarrollo de la cresta preótica (5.2.7).

- Diversos patrones de osificación de los elementos etmoidales y septo interorbitario (5.2.8/9).
- Desarrollo de la *crista tuberalis* en terópodos y saurópodos (5.2.9).
- La neumaticidad del neurocráneo (5.2.10).
- El desarrollo del proceso basipterigoideo (5.2.11).
- La variación en la disposición y cantidad de forámenes de los nervios craneanos, con especial atención en el foramen metótico (5.2.12).
- La variación en la forma y tamaño relativos del receso flocular.

Estas comparaciones permitieron definir en el neurocráneo algunas tendencias evolutivas dentro de los terópodos a lo largo del mesozoico. Finalmente, se definió cada uno de los neurocráneo de los taxones registrados en la Argentina, enumerando las características propias que fueran descritas con anterioridad, seguidas de las autapomorfias indicadas por el análisis filogenético realizado en esta Tesis (5.3).

5.2.2. Con relación al Segundo Objetivo General: **Determinar la incidencia de los caracteres neurocraneanos en la resolución de las relaciones filogenéticas de los Theropoda (capítulo 4)** se efectuó el siguiente estudio con conclusiones:

- Se incluyó los antecedentes y una reseña histórica de la posición filogenética de los taxones registrados en la Argentina (Capítulo 4.2).
- Se describieron e ilustraron los caracteres neurocraneanos utilizados para la confección de la matriz. Se definió cada carácter y su distribución dentro de los Theropoda estudiados. De los 113 caracteres neurocraneanos utilizados en el análisis, 57 fueron propuestos en esta Tesis y 37 caracteres fueron

modificados de análisis previos para poder ser utilizados en el contexto de este estudio

- Análisis filogenético. Se llevaron a cabo diversos análisis filogenéticos, con aplicación de metodología cladística (utilizando el programa T.N.T. Goloboff *et al.*, 2003), evaluando la incidencia de los caracteres neurocraneanos en su conjunto, y del techo craneano y del basicráneo por separado (submatrices), con el fin de identificar sectores más conservativos en el neurocráneo.
- Se incluyeron datos neurocraneanos en dos matrices previas (Rauhut, 2003 y Smith *et al.*, 2007) testeándolos con distintos sets de caracteres (e.g. únicamente con caracteres postcraneanos, con caracteres postcraneanos y craneanos). Los diversos resultados se resumen en la Tabla 4.4. Las conclusiones específicas del análisis filogenético se mencionan más abajo.

### 5.3. Resultados

#### ...de las descripciones

En un nivel estructural básico, se observa gran similitud en el neurocráneo de todos los terópodos, excepto en aquellos altamente modificados (e.g. oviraptóridos). El neurocráneo de los Theropoda presenta caracteres compartidos con los prosaurópodos, que están ausentes en los saurópodos. Son neurocráneos axialmente desarrollados, cuya altura varía en relación al desarrollo dorsoventral del basicráneo.

- Las principales diferencias entre el neurocráneo de los terópodos y los saurópodos se resumen en la Tabla 5.1. Resultan en 25 características propias de terópodos, de las cuales 11 fueron propuestas en esta Tesis:

1. Ángulo de la flexura pontina bien marcado en el piso de la fosa medular.
2. *Dorsum sellae* bajo, formado solo por el basiesfenoides (excepto en *Syntarsus*).
3. Ausencia de refuerzo medial del lateroesfenoides en el endocráneo.
4. Cavity endocraneana axialmente alongada y transversalmente comprimida.
5. Desarrollo de algún receso neumático en el basicráneo.
6. Tubérculos basales y procesos basipterigoideos anteroposteriormente separados (excepto en espinosáuridos).
7. Penetración lateral en el neurocráneo de la carótida interna.
8. Foramen metótico pequeño y restringido a la región occipital del neurocráneo (excepto en celofisoideos y espinosáuridos).
9. *Crista tuberalis* profunda y proyectada posterolateralmente.



10. Cavidad del tracto olfatorio relativamente larga.

11. Fosa pituitaria longitudinalmente corta y proyectada ventralmente.

- En los neurocráneo de los Theropoda estudiados para esta Tesis (Tablas 2.2 y 2.3) se han reconocido importantes variaciones en los siguientes caracteres:
  - En la mayoría de los terópodos el cóndilo occipital está formado tanto por basioccipital como por exoccipital (este último en mayor o menor grado). La forma que adopta el cóndilo (e.g. esférica, triangular, de “lenteja”) determina la amplitud de los movimientos laterales y dorsoventrales de la cabeza.
  - La relación ancho del cóndilo occipital/foramen magno, es una variable dependiente del tamaño del animal. Por esta razón, y hasta contar con una muestra estadísticamente más significativa de especímenes, el carácter fue excluido del análisis filogenético.
  - La participación del frontal en el margen dorsal de la órbita se relaciona con el tamaño corporal, siendo generalmente amplia en terópodos pequeños y reducida o ausente en terópodos de grandes dimensiones. Estudios preliminares indican a su vez, que depende del estadio ontogenético del animal.
  - El tamaño de la fosa supratemporal se relaciona con la masa corporal, afectando poco al frontal en terópodos pequeños, mientras que es grande y ampliamente excavada en el frontal en terópodos de mayores dimensiones, con excepciones (e.g. *Sinraptor*). En terópodos pequeños, el tamaño de la fosa supratemporal dependería además del tipo de alimentación.
  - La separación de las fosas supratemporales determina la forma del techo craneano en vista dorsal. La condición derivada es aquella donde los márgenes mediales son paralelos, pudiendo confluir en la línea media formando una cresta sagital (Currie y Zhao, 1993b). La condición plesiomórfica, presente en los prosaurópodos, son fosas de bordes paralelos posteriormente que divergen

entre sí anteriormente. Numerosos taxones, presentan bordes mediales de las fosas supratemporales paralelos entre si, pero separados por una barra sagital transversalmente ancha y plana.

- La profundidad de la cresta nugal, disposición con respecto al eje axial e inclinación, varían en relación al tamaño del animal. Las crestas nucas más altas (por encima del nivel del techo craneano) y profundas (desarrollo dorsal por encima del foramen magno), están presentes en los terópodos de mayores dimensiones (e.g. abelisáuridos y tiranosáuridos).
- El cuerpo del proceso paraoccipital está formado por el opistótico. Su desarrollo varía con el tamaño corporal, encontrándose los procesos más profundos en los terópodos de mayores dimensiones (e.g. *Acrocanthosaurus*, tiranosáuridos). La ubicación del borde ventral del proceso con respecto al cóndilo es sin embargo, un carácter de valor filogenético (Rauhut, 2003).
- La cresta preótica está bien desarrollada y proyectada ventrolateralmente en la mayoría de los terópodos, siendo la condición plesiomórfica (presente en prosaurópodos) una cresta poco desarrollada. La presencia de una cresta preótica bien desarrollada no implica la presencia de un receso timpánico lateral bien desarrollado.
- En algunos terópodos, los elementos etmoidales osifican en diversos patrones, característicos de determinados grupos. El elemento más fácilmente reconocible es el esfenetmoides, siempre acompañado por un septo internasal medial, formado por el mestemoides (Ali *et al.*, 2008).
- La osificación del septo interorbitario está relacionada a la presencia de elementos etmoidales osificados, pero no viceversa.
- La *crista tuberalis* (opistótico) se desarrolla proyectándose posterolateralmente y separando al receso columelar (que queda sobre la cara lateral del

neurocráneo) del foramen metótico (que queda en la cara occipital), con excepciones (e.g. *Syntarsus*, *Irritator*).

- El sistema neumático se desarrolla en menor o mayor grado en el neurocráneo de todos los terópodos. El desarrollo de importantes cavidades neumáticas no caracteriza únicamente a los terópodos más derivados, apareciendo tempranamente en la historia evolutiva del clado.
  - ✓ El neurocráneo de los abelisáuridos no es aneumático, como fuera citado reiteradamente en análisis filogenéticos previos, presentando importantes recesos neumáticos en el basicráneo: receso timpánico lateral, receso basiesfenoidal, receso subselar.
  - ✓ La presencia del receso timpánico caudal no es una sinapomorfia de los Coelurosauria, estando presente también en tentanuros basales (e.g. *Sinraptor*).
  - ✓ La presencia del receso basipterigoideo no implica que el proceso homónimo sea hueco. La presencia/ausencia del receso basipterigoideo en ejemplares juveniles y adultos respectivamente de un mismo taxón, sugieren un carácter dependiente del tamaño y edad del individuo.
  - ✓ No se desarrolla un receso basipterigoideo en *Piatnitzkysaurus*.
  - ✓ La depresión en el exoccipital en la que abren los forámenes XII y foramen metótico no corresponde al receso paracondilar, estando separado de este.
  - ✓ La presencia de un receso subselar es la condición plesiomórfica, presente en los prosaurópodos.

- ✓ La observación parcial del receso basiesfenoidal en vista posterior es una condición derivada entre los Theropoda.
- La presencia de procesos basipterigoideos largos y divergentes, proyectados ventrolateralmente, es la condición plesiomórfica entre los terópodos.
- La posición relativa de los forámenes craneanos es conservativa en todos los neurocráneos, variando su tamaño y forma.
- ✓ La separación de la rama oftálmica del nervio Trigémico (V) es una condición derivada con respecto a los prosaurópodos.
- ✓ Fosa pituitaria atravesada por el nervio VI es la condición plesiomórfica observada en los prosaurópodos.
- ✓ Forámenes craneanos V<sub>2,3</sub> y VII que abren en el interior de un receso (e.g. *Tyrannosaurus*) es una condición derivada entre los terópodos.
- ✓ El número de forámenes craneanos para las ramas del nervio XII varía de 1-3. La condición plesiomórfica, presente en los prosaurópodos, es la de 2 forámenes.
- ✓ En la mayoría de los terópodos los nervios IX-XI salen a través del foramen metótico en la cara occipital del neurocráneo. Observaciones:
  - a. En *Giganotosaurus*, el nervio XI tiene un foramen interno separado de los nervios IX-X, si bien sale al exterior a través del foramen metótico, junto con estos.
  - b. En el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411, el nervio IX abandona el endocráneo a través del mismo foramen que los nervios X y XII, pero sale al exterior a través de un foramen independiente, ubicado en la cara lateral del neurocráneo.

- c. La comunicación entre el foramen metótico y la cavidad del receso columelar (=fenestra pseudorotunda de Gower y Weber, 1998), se observa en el celurosauro indet. MCF-PVPH 411.
- La presencia de receso flocular es una condición compartida con los prosaurópodos, pero no con los saurópodos.
  - ✓ El receso flocular de forma alargada y en ocho (e.g. *Aucasaurus* y *Daspletosaurus*) no depende del tamaño del animal.
  - ✓ La presencia de receso flocular podría estar relacionada con el grado de bipedalismo desarrollado.

### ...del análisis filogenético

El análisis filogenético realizado en base a caracteres neurocraneos arrojó como resultado que este set de caracteres anatómicos es congruente con los caracteres utilizados previamente para determinar las relaciones filogenéticas de los Theropoda (caracteres postcraneos y craneos). Los caracteres neurocraneos soportan la monofilia de los Theropoda y de otros clados particulares (ver Capítulo 4), pero no resuelven las relaciones filogenéticas de los terópodos de la misma manera que las hipótesis previas. El resultado de los diversos tests exploratorios se menciona a continuación:

- **Análisis filogenético de caracteres únicamente neurocraneos**

#### **Matriz sin caracteres del techo craneano**

- ✓ La eliminación de los caracteres del techo craneano influye en la posición relativa de *Herrerasaurus*, *Zupaysaurus*, y MCF-PVPH 411.
- ✓ Este set de caracteres no resuelve las relaciones internas de los abelisáuridos.

### **Matriz de caracteres únicamente del techo craneano**

- ✓ Los caracteres del techo craneano soportan la monofilia de Theropoda.
- ✓ Los caracteres del techo craneano soportan la monofilia de Neoceratosauria y resuelven las relaciones internas de los Abelisauridae.
- ✓ Los caracteres del techo craneano no resuelven las relaciones internas de los Tyrannosauridae.
- ✓ Los caracteres del techo craneano posicionan al ejemplar indet. MCF-PVPH 411 dentro del clado Megalosauridae.
- ✓ Los caracteres del techo craneano no soportan la monofilia del clado formado por (*Giganotosaurus* + *Sinraptor*).

### **Matriz de caracteres únicamente basicraneanos**

- ✓ Los caracteres basicraneanos no resuelven relaciones filogenéticas entre la mayoría de los terópodos, soportando únicamente la monofilia de los Abelisauridae, Megalosauridae y (*Giganotosaurus* + *Sinraptor*).
- ✓ Los caracteres basicraneanos no resuelven las relaciones internas de los Abelisauridae.

### **• Caracteres neurocraneanos vs. caracteres postcraneanos**

La inclusión de datos neurocraneanos en matrices con datos postcraneanos y craneanos no afecta significativamente el resultado. La topología de los árboles no se ve modificada en forma significativa y los análisis de congruencia de caracteres, arrojan como resultado, que los caracteres neurocraneanos son congruentes con los caracteres postcraneanos.

- **Theropoda registrados en la Argentina**

- ✓ *Herrerasaurus*: los caracteres neurocraneanos soportan la inclusión del taxón dentro del clado Theropoda.
- ✓ *Zupaysaurus*: los caracteres neurocraneanos no soportan la inclusión del taxón dentro de los Coelophysoidea, y su posición filogenética con respecto al resto de los tetanuroas basales y neoceratosaurios resulta ambigua.
- ✓ *Piatnitzkysaurus*: los caracteres neurocraneanos posicionan al taxón como el taxón hermano de los Megalosauridae.
- ✓ Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411: los caracteres neurocraneanos reafirman su condición de Coelurosauria, posicionándolo como un tetanuro, taxón hermano de Tyrannosauridae.
- ✓ *Giganotosaurus*: los caracteres neurocraneanos posicionan al taxón formando un grupo monofilético con *Sinraptor*, pero no soportan la monofilia de los Allosauroidea.
- ✓ Abelisauridae: los caracteres neurocraneanos soportan la monofilia del grupo, posicionando a *Ekrixinatosaurus* como el más basal de los abelisáuridos y (*Carnotaurus* + *Majungasaurus*) como los más derivados.

## 6. CONCLUSIONES

- **A partir del estudio anatómico del neurocráneo se deducen las siguientes conclusiones:**
  - El neurocráneo de los Theropoda presenta numerosos caracteres compartidos con los prosaurópodos, que están ausentes en los saurópodos. Se reconocen al menos 26 diferencias entre el neurocráneo de los terópodos y los saurópodos.
  - En un nivel estructural básico, se observa gran similitud en el neurocráneo de los Theropoda, excepto en aquellos altamente modificados (e.g. espinosáuridos, oviraptóridos). Son neurocráneos axialmente desarrollados (más largos que anchos), cuya altura varía en relación al desarrollo dorsoventral del basicráneo.
  - La mayor variabilidad del neurocráneo se observa en la composición y forma del cóndilo occipital, relación entre el ancho del foramen magno y el cóndilo occipital, grado de participación del frontal en el margen dorsal de la órbita, tamaño de la fosa y fenestra supratemporales, desarrollo y orientación de la cresta nuchal, desarrollo y orientación del proceso paraoccipital, desarrollo de la cresta preótica, desarrollo y orientación del proceso basipterigoideo, patrón de osificación y disposición de los elementos etmoidales, desarrollo de la *cresta tuberalis* y su relación con el foramen metótico, neumaticidad del neurocráneo y presencia de recesos neumáticos, desarrollo y forma del receso flocular, y disposición y cantidad de forámenes para los nervios craneanos (si bien el patrón de distribución de los forámenes craneanos es constante en todos los terópodos, se observan variaciones en cuanto a la morfología como también en el número de forámenes para los nervios craneanos V y XII, y salidas independientes del foramen metótico para los nervios craneanos IX y/u XI).



### **Estructuras**

- En la mayoría de los terópodos el cóndilo occipital está formado tanto por basioccipital como por exoccipital (este último en mayor o menor grado). La forma que adopta el cóndilo (e.g. esférica, triangular, de “lenteja”) determina la amplitud de los movimientos laterales y dorsoventrales de la cabeza.
- La relación entre el ancho del cóndilo occipital/foramen magno, es una variable dependiente del tamaño corporal.
- La participación del frontal en el margen dorsal de la órbita se relaciona con el tamaño corporal, siendo generalmente amplia en terópodos pequeños, y reducida o ausente en terópodos de grandes dimensiones. Estudios preliminares llevados a cabo por otros autores (ver Capítulo 5) indican a su vez, que podría depender del estadio ontogenético del animal.
- El tamaño de la fosa supratemporal se relaciona con el tamaño corporal, afectando poco al frontal en terópodos pequeños, y estando ampliamente excavada en el frontal en terópodos de mayores dimensiones, con excepciones (e.g. *Sinraptor*). En terópodos pequeños, la extensión de la fosa supratemporal dependería además del tipo de alimentación.
- El tamaño y separación de las fosas supratemporales determina la forma del techo craneano en vista dorsal. La condición derivada es aquella donde los márgenes mediales son paralelos, pudiendo confluir en la línea media formando una cresta sagital. La condición plesiomórfica son fosas de bordes paralelos posteriormente que divergen anteriormente. Numerosos taxones, presentan bordes mediales de las fosas paralelos entre si, pero separados por una barra sagital transversalmente ancha y plana.
- La profundidad de la cresta nual, disposición con respecto al eje axial e inclinación, varían en relación al tamaño del animal. Las crestas nuales más altas (por encima del nivel del techo craneano) y profundas (desarrollo dorsal

por encima del foramen magno), están presentes en los terópodos de mayores dimensiones.

- El cuerpo del proceso paraoccipital está formado por el opistótico. Su desarrollo varía con el tamaño corporal, encontrándose los procesos más profundos en los terópodos de mayores dimensiones.
- La cresta preótica está bien desarrollada y proyectada ventrolateralmente en la mayoría de los terópodos. La presencia de una cresta preótica bien desarrollada no necesariamente acompaña el desarrollo de un receso timpánico lateral
- Los elementos etmoidales osifican en 4 patrones, que son característicos de determinados grupos, encerrando tractos olfatorios que pueden ser relativamente largos o cortos.
  - El esfenetmoides no siempre tiene forma de anillo, pudiendo ser un elemento en forma de herradura que permite el cierre de la cavidad de los bulbos olfatorios por parte del frontal.
- La osificación del septo interorbitario está íntimamente relacionada con la presencia de elementos etmoidales osificados, pero no viceversa.
- La posición relativa de los forámenes craneanos es conservativa en todos los neurocráneos, variando su tamaño y forma.
- La presencia de receso flocular es una condición compartida con los prosaurópodos, pero no con los saurópodos. El receso flocular en los terópodos no maniraptores, es de tamaño relativamente pequeño y puede presentar dos morfologías diferentes: ovalada o en forma de ocho.
  - La presencia de receso flocular alargado y en forma de ocho no se relaciona con el tamaño ni la edad del individuo.

- La presencia de receso flocular en los dinosaurios podría estar relacionada con el grado de bipedalismo desarrollado.

### **Neumaticidad**

- La neumaticidad del neurocráneo, desarrollada en menor o mayor grado, está presente en todos los Theropoda. La neumaticidad del neurocráneo depende del grado de neumaticidad del basicráneo. Una aseveración más precisa es: el basicráneo de todos los terópodos presenta algún grado de neumaticidad.
  - El neurocráneo de *Herrerasaurus* no es aneumático, como fuera citado reiteradamente en análisis filogenéticos previos. El basicráneo presenta un receso subselar, si bien poco desarrollado y un foramen que corresponde al receso basiesfenoidal reducido.
  - El neurocráneo de los Abelisauroidea no es aneumático, como fuera citado reiteradamente en análisis filogenéticos previos. El basicráneo presenta 3 recesos neumáticos bien desarrollados: receso timpánico lateral, receso basiesfenoidal y receso subselar.
- La presencia del receso timpánico caudal no es una sinapomorfia de los Coelurosauria, ya que está presente en tetanuros basales.
- La presencia del receso basipterigoideo no implica que el proceso homónimo sea hueco. La presencia/ausencia del receso basipterigoideo en ejemplares juveniles y adultos respectivamente de un mismo taxón, sugieren un carácter dependiente del tamaño y edad del individuo.
- La presencia de un receso subselar es la condición plesiomórfica, presente en los prosaurópodos.

- **A partir del análisis filogenético realizado en base a caracteres neurocraneanos y posteriores tests exploratorios de caracteres, se deducen las siguientes conclusiones:**
  - Los caracteres neurocraneanos soportan la monofilia de los Theropoda y de otros clados particulares (ver Capítulo 4), pero no resuelven las relaciones filogenéticas de los terópodos de la misma manera que las hipótesis previas.
  - La inclusión de caracteres neurocraneanos en matrices previas no genera un número mayor de politomías ni modificó significativamente la topología del árbol obtenido. Los tests exploratorios y de congruencia realizados *a posteriori* para los caracteres neurocraneanos arrojó como resultado que **los caracteres neurocraneanos son congruentes con los caracteres postcraneanos en la resolución de las relaciones filogenéticas de los terópodos.**
  - El análisis filogenético arrojó que la distribución de los caracteres neurocraneanos muestra un nivel de homoplasia que no concuerda con el bajo nivel de homoplasia esperado bajo el supuesto de que el neurocráneo es la parte más conservativa del cráneo.

### **Terópodos registrados en la Argentina**

- Los caracteres neurocraneanos soportan la inclusión de *Herrerasaurus* dentro del clado Theropoda.
- Los caracteres neurocraneanos (porcentaje muy bajo de caracteres scoreados) no soportan la inclusión *Zupaysaurus* dentro de “Coelophysoidea” y su posición filogenética con respecto al resto de los tetanuros basales y neoceratosauros resulta ambigua.
- Los caracteres neurocraneanos posicionan a *Piatnitzkysaurus* como el taxón hermano de Megalosauridae.

- Los caracteres neurocraneanos posicionan al **Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411** como taxón hermano de Tyrannosauridae.
- Los caracteres neurocraneanos posicionan a ***Giganotosaurus*** como taxón hermano de *Sinraptor*, pero no soportan la monofilia de los Allosauroidea.
- Los caracteres neurocraneanos soportan la monofilia **Abelosauridae**, posicionando a *Ekrixinatosaurus* como el más basal de los abelisáuridos y (*Carnotaurus* + *Majungasaurus*) como los más derivados.

\*\*\*

Ariana Paulina Carabajal

Philip J. Currie

Zulma N. Brandoni de Gasparini

## BIBLIOGRAFIA

- Anderson, J. S. 1999. Occipital condyle in the ceratopsian dinosaur *Triceratops*, with comments on body size variation. *Contributions from the Museum of Paleontology, The University of Michigan* 30 (8): 215-231
- Allain, R. 2002. Discovery of megalosaur (Dinosauria, Theropoda) in the middle Bathonian of Normandy (France) and its implications for the phylogeny of basal Tetanurae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 548-563
- Ali, F., Zelenitsky, D., Therrien, F. y Weishampel, D. B. 2008. Homology of the "ethmoid complex" of tyrannosaurids and its implications for the reconstruction of the olfactory apparatus of non-avian theropods. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28 (1): 123-133
- Alonso, P. D., Milner, A., Ketcham, M., Cookson, J. y Rowe, T. 2004. The avian nature of the brain and inner ear of *Archaeopteryx*. *Nature* 430: 666-669.
- Arcucci, A. y Coria, R. A. 2003. A new Triassic carnivorous dinosaur from Argentina. *Ameghiniana* 40 (2): 217-228
- Bakker, R. T. y Galton, P. M. 1974. Dinosaur monophyly and a new class of vertebrates. *Nature* 248: 168-172
- Bakker, R., Williams, M. y Currie, P. J. 1988. *Nanotyrannus*, a new genus of pygmy tyrannosaur, from the latest Cretaceous of Montana. *Hunteria* 1 (5): 1-30
- Barret, P. M. 2005. The diet of ostrich dinosaurs (Theropoda: Ornithomimosauria). *Palaeontology* 48 (2): 347-358
- Barrett, P. M., Upchurch, P. y Xiao-Lin, W. 2005. Cranial osteology of *Lufengosaurus huenei* Young (Dinosauria: Prosauropoda) from the Lower Jurassic of Yunnan, People's Republic of China. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25 (4): 806-822
- Barsbold, R. 1974. Saurornithoididae, a new family of small theropod dinosaurs from Central Asia and North America. *Palaeontologia Polonica* 30: 5-22
- Barsbold, R. 1986. Raubdinosaurier Oviraptoren. En: *Herpetological studies in the Mongolian People's Republic* (Vorobyeva, E. I. editor). Akad. Nauk. S.S.S.R. Inst. A. M. Severtsova, Moskva. Pp: 210-223
- Barsbold, R. 1997. Oviraptorosauria. En: *Encyclopedia of Dinosaurs* (Currie, P.J. and Padian, K. editors). Academic Press, pp: 408-415
- Barsbold, R. y Osmólska, H. 1999. The skull of *Velociraptor* (Theropoda) from the Late Cretaceous of Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica* 44: 189-219

Baumel, J. y Witmer, L. 1993. Osteología. En: *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium* (Baumel, J., King, A. S., Breazile, J. E., Evans, H. E. and Vanden Berge J. C., editors, second edition). Publications of the Nuttall Ornithological Club, n° 23, capítulo 4, 779 pg.

Benedetto, J. 1973. Herrerasauridae, nueva familia de saurisquios triásicos. *Ameghiniana* 10: 89-102

Benton, M.J. 1990. Origin and interrelationships of dinosaurs. En: *The Dinosauria* (Weishampel, D. B., Dodson, P. and Osmólska, H. editors). University of California Press, pp: 11-30

Benton, M. J. 2004. Origin and relationships of Dinosauria. En: *The Dinosauria* (Weishampel, D. B., Dodson, P. and Osmólska, H. editors). University of California Press, pp: 7-19

Berman, D.S. y Jain, S.L. 1982. The braincase of a small sauropod dinosaur (Reptilia: Sauropoda) from the Upper Cretaceous Lamenta Group, Central India, with review of Lamenta Group localities. *American Carnegie Museum* 54: 405-422

Bonaparte, J. 1978. *Coloradia brevis* n. gen. n. sp. (Saurischia, Prosauropoda), dinosaurio Plateosauridae de la Formación Los Colorados, Triásico Superior de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 15(3-4): 327-332

Bonaparte, J. F. 1979. Dinosaurs: a Jurassic assemblage from Patagonia. *Science* 205: 1377-1379

Bonaparte, J.F. 1985. A horned Cretaceous carnosaur from Patagonia. *National Geographic Research* 1: 149-151

Bonaparte, J. F. 1986. Les dinosaurés (Carnivoures, Allosauridés, Sauropodes, Cetiosauridés) du Jurassique Moyen de Cerro Cándor (Chubut, Argentine). *Annales de Paleontologie* 72 (3): 247-289

Bonaparte, J.F. 1991. The Gondwanian theropod families Abelisauridae and Noasauridae. *Hist. Biol.* 5: 1-25

Bonaparte, J.F. 1996. Cretaceous tetrapods of Argentina. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen (A)* 30: 73-130

Bonaparte, J. F. y Pumares, J. 1995. Notas sobre el primer cráneo de *Riojasaurus incertus* (Dinosauria, Prosauropoda, Melanorosauridae) del Triásico Superior de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 32 (4): 341-349

Bonaparte, J. F. y Novas, F. 1985. *Abelisaurus comahuensis* n. gen. n. sp. Carnosauria del cretácico superior de Patagonia. *Ameghiniana* 21: 259-265

- Bonaparte, J. F., Novas, F. y Coria, R. 1990. *Carnotaurus sastrei* Bonaparte, the horned, lightly built carnosaur from the Middle Cretaceous of Patagonia. Natural History Museum. Los Angeles County. Contributions to Science 416: 1-42
- Breazile, J. 1979. Systema nervosum centrale. En: *NOMINA ANATOMICA AVIUM, an annotated anatomical dictionary of birds* (Baumel, J., King, A., Lucas A, Breazile, J. and Evans H. editors). Academic Press, London, pp: 417-472
- Brinkman, D. y Sues, H-D. 1987. A staurikosaurid dinosaur from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) Argentina and the relationships of the Staurikosauridae. *Palaeontology* 30 (3): 493-503
- Brochu, C. A. 2000. A digitally-rendered endocast for *Tyrannosaurus rex*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 1-6
- Brochu, C. A. 2003. Osteology of *Tyrannosaurus rex*: Insights from a Nearly Complete skeleton and High-Resolution Computed Tomographic Analysis of the skull. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22. Supplement to number 4. Memoir 7.
- Brusatte, S. L. y Sereno, P. L. 2007. A new species of *Carcharodontosaurus* (DINOSAURIA: THEROPODA) from the Cenomanian of Niger and revision of the genus. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27 (4): 902-916
- Buchholtz, E. A. 1997. Paleopathology. En: *Encyclopedia of Dinosaurs* (Currie, P. and Padian, K. editors). Academic Press, pp: 522-534.
- Burnham, D. A. 2004. New information on *Bambiraptor feinbergi* (Theropoda: Dromaeosauridae) from the Late Cretaceous of Montana. En: *The feathered dragons* (Currie, P.J., Koppelhus, E., Shugar, M.A. and Wright, J. editors). Indiana University Press, pp: 67-111
- Calvo, J. O. 1991. Huellas de dinosaurios en la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano), Picún Leufú, Provincia de Neuquén, República Argentina. (Ornithischia-Saurischia: Sauropoda-Theropoda). *Ameghiniana* 28: 241-258
- Calvo, J. O. y Coria, R. A. 2000. New specimen of *Giganotosaurus carolinii* (Coria and Salgado 1995) supports it as the largest theropod ever found. *Gaia* 15: 117-122
- Calvo, J. O. y Gonzales Riga, B. J. 2004. A new titanosaur braincase from Neuquén province, northern Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 41 (4): 38R
- Calvo, J. O., Rubilar-Rogers, D y Moreno, K. 2004. A new Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from northwest Patagonia. *Ameghiniana* 41 (4): 555-563.
- Calvo J. O. y Kellner, A. W. 2006. Description of a sauropod dinosaur braincase (Titanosauridae) from the Late Cretaceous Rio Colorado Subgroup, Patagonia. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 78 (1): 175-182



- Canale, J. I., Novas, F. E. y Scanferla, C. A. 2006. A complete skeleton of an abelisaurid theropod from the Late Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 43 (4): 27R
- Carpenter, K., Miles, C. y Cloward, K. 1998. Skull of a Jurassic ankylosaur (Dinosauria). *Nature* 393: 782-783
- Carr, T. y Williamson, T. E. 2004. Diversity of late Maastrichtian Tyrannosauridae (Dinosauria: Theropoda) from western North America. *Zoological Journal of Linnean Society* 142: 479-523
- Carrano, M. T., Sampson, S. D. en prensa. The phylogeny of Ceratosauria (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Systematic Paleontology*.
- Carrano, M. T., Sampson, S. D. y Forster, C. A. 2002. The osteology of *Masiakasaurus knopfleri*, a small abelisauroid (Dinosaurio:Theropoda) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22 (3): 510-534
- Casamiquela, R. M. 1964. Estudios Icnológicos. Gobierno de la Provincia de Río Negro, Ministerio de Asuntos Sociales (Buenos Aires), 229 pp.
- Caselli, A. T., Marsicano, C. A. y Arcucci, A. B. 2001. Sedimentología y paleontología de la Formación Los Colorados, Triásico Superior (Provincias de La Rioja y San Juan, Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 56: 173-188
- Charig, A. y Milner, A. C. 1986. *Baryonyx*, a remarkable new theropod dinosaur. *Nature* 324: 359-361
- Charig, A. y Milner, A. C. 1997. *Baryonyx walkeri*, a fish-eating dinosaur from the Wealden of Surrey. *Bulletin Natural History Museum London (Geol)* 53 (1): 11-70
- Chatterjee, S. 1978. *Indosuchus* and *Indosaurus*, Cretaceous carnosaurs from India. *Journal of Paleontology* 52: 570-580
- Chatterjee, S. 1993. *Shuvosaurus*, a New Theropod. *National Geographic Research & Exploration* 9 (3): 274-285
- Chatterjee, S. y Rudra, D.K., 1996. K-T events in India: Impact, drifting, vulcanism and dinosaur extinction. En: *Proceedings of the Gondwana Dinosaur Symposium* (Novas y Molnar editors.). Meem. Queensland News 39: 489-523.
- Chiappe, L., Coria, R. A., Dingus, L., Jackson, Chinsamy, A. y Fox, M. 1998. Sauropod dinosaur embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 396: 258-261
- Chiappe, L., Salgado, L. y Coria, R. A. 2001. Embryonic skull of Titanosaur Sauropod Dinosaurs. *Science* 293: 2444-2446
- Chure, D. J. 1998. On the orbit of theropod dinosaurs. *Gaia* 15: 233-240

- Chure, D. J. y Madsen, J. H. Jr. 1996. Variation in aspects of the tympanic pneumatic system in a population of *Allosaurus fragilis* from the Morrison Formation (Upper Jurassic). *Journal of Vertebrate Paleontology* 16 (1): 63-66
- Chure, D. J. y Madsen, J. H. Jr. 1998. An unusual braincase (?*Stokesosaurus clevelandi*) from the Cleveland-Lloyd Dinosaur Quarry, Utah (Morrison Formation, Late Jurassic). *Journal of Vertebrate Paleontology* 18:115-125
- Clark, J. M., Maryanska, T. y Barsbold, R. 2004. Therizinosauroida. En: *The Dinosauria* (Weishampel, D.B., Dodson, P. and Osmólska, H., editors). University of California Press, pp: 151-164
- Clark, J. M., Norell, M. A., y Barsbold, R. 2001. Two new oviraptorids (Theropoda:Oviraptorosauria), upper Cretaceous Djadokhta Formation, Ukhaa Tolgod, Mongolia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21 (2): 209-213
- Clark, J. M., Norell, M. A. y Rowe, T. 2002. Cranial anatomy of Citipati osmolskae (Theropoda, Oviraptorosauria), and a reinterpretation of the holotype of Oviraptor philoceratops. *American Museum novitates* n°3364
- Clark, J. M., Perle, A. y Norell, M. 1994. The skull of *Erlicosaurus andrewsi*, Late Cretaceous "segnosaur" (Theropoda: Therizinosauridae) from Mongolia. *American Museum Novitates* 3115:1-39
- Colbert, E. 1970. A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil. *American Museum Novitates* 2405: 1-39
- Colbert, E. 1989. The Triassic dinosaur *Coelophysis*. *Museum of Northern Arizona Press. Bulletin* 57: 1-160
- Colbert, E. and Russell D. 1969. The small dinosaur *Dromaeosaurus*. *American Museum Novitates* 2380: 1-49
- Coria, R. A. 2007. Nonavian Theropods. En: *Patagonian Mesozoic Reptiles* (Gasparini, Z., Salgado, L. and Coria, R.A. editors). Indiana University Press, pp: 229-256
- Coria, R. A. y Currie, P. J. 2002a. The braincase of *Giganotosaurus carolinii* from the Upper Cretaceous of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22 (4): 802-811
- Coria, R. A. y Currie, P. J. 2002b. Un gran terópodo celurosauro en el Cretácico de Neuquén. *Ameghiniana* 39(4): 9R
- Coria, R. A. y Currie, P. J. 2006. A new carcharodontosaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Upper Cretaceous of Argentina. *Geodiversitas* 28 (1): 71-118
- Coria, R. A. y Salgado, L. 1995. A new giant carnivorous dinosaur from the Cretaceous of Patagonia. *Nature* 377: 224-226.

- Coria, R. A. y Salgado, L. 1998. A basal Abelisauria Novas, 1992 (Theropoda-Ceratosauria) from the Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Gaia* 15: 89-102
- Coria, R. A. y Salgado, L. 2005. Last Patagonian non-avian theropods. En: *The Theropods* (Carpenter, K. editor). Indiana University Press, pp: 153-160.
- Coria, R. A. y Salgado, L. 2005. Mid-Cretaceous turnover of saurischian dinosaur communities: evidence from the Neuquén Basin. En: *The Neuquén Basin, Argentina: a case study in sequence stratigraphy and basin dynamics* (Veiga, G., Spalleti, L. A., Howell, J. A. y Schwarz, E., editors). Geological Society, London, Special Publications, 252: 317-327
- Coria, R. A., Chiappe, L. y Dingus, L. 2002a. A new close relative of *Carnotaurus sastrei* (Theropoda: Abelisauridae) from Upper Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22 (2): 460-465
- Coria, R., Currie, P. J. y Paulina Carabajal, A. 2006. A new abelisaur theropod from Northwestern Patagonia. *Journal of Canadian Earth Sciences*, 43:1283-1289.
- Coria, R. A., Currie, P. J., Eberth, D. y Garrido, A. 2002b. Bird footprints from the Anacleto Formation (Lower Campanian, Upper Cretaceous). *Ameghiniana* 39: 453-463
- Coria, R. A., Currie, P. J., Eberth, D., Garrido, A. y Koppelhus, E. 2001. Nuevos vertebrados fósiles del Cretácico Superior de Neuquén. *Ameghiniana* 38 (4): 6R
- Currie, P. J. 1985. Cranial anatomy of *Stenonychosaurus inequalis* (Saurischia, Theropoda) and its bearing on the origin of birds. *Canadian Journal of Earth Sciences* 22: 1643-1658
- Currie, P. J. 1987. Theropods of the Judith River Formation of Dinosaur Provincial Park, Alberta, Canada. Fourth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Short papers (Currie, P.J. and Koster, E. editors) pg: 52-60
- Currie, P.J. 1995a. New information on the anatomy and relationships of *Dromaeosaurus albertensis* (Dinosauria:Theropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology* 15(3): 576-591
- Currie, P. J. 1995b. Phylogeny and systematics of theropods (Dinosauria). *Journal of Vertebrate Paleontology* 15: 25A
- Currie, P. J. 1997a. Braincase anatomy. En: *Encyclopedia of Dinosaurs* (Currie, P.J. and Padian, K., editors). Academic Press, pp: 81-83
- Currie, P. J. 1997b. Theropods. En: *The complete dinosaur* (Farlow, J. O. and Brett-Surman, M. K., editors). Indiana University Press, pp: 216-233
- Currie, P. J. 1997c. Theropoda. En: *Encyclopedia of dinosaurs* (Currie, J. P. and Padian, K., editors). Academic Press, pp: 731-737

- Currie, P. J. 2003. Cranial anatomy of tyrannosaurid dinosaurs from the Late Cretaceous of Alberta, Canada. *Acta Palaeontologica Polonica* 48: 191-226
- Currie, P. J. y Carpenter, K. 2000. A new specimen of *Acrocanthosaurus atokensis* (Theropoda, Dinosauria) from the Lower Cretaceous Antlers Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of Oklahoma, USA. *Geodiversitas* 22 (2): 207-246
- Currie, P. J. y Zhao, X. L. 1993a. A new Troodontid (Dinosauria, Theropoda) braincase from the Dinosaur Formation. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30: 2231-2247
- Currie, P. J. y Zhao, X. L. 1993b. A new carnosaur (Dinosauria, Theropoda) from the Jurassic of Xinjiang, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30: 2037-2081
- Currie, P. J., Hurum, J. H y Sabath, K. 2003. Skull structure and evolution in tyrannosaurid dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica* 48 (2): 227-234
- Curry Rogers K. y Forster, C. A. 2004. The skull of *Rapetosaurus krausei* (Sauropoda: Titanosauria) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24 (1): 121-144.
- de Beer, G. 1971. The development of the vertebrate skull. Oxford at the calendar Press. 554 pp.
- Elzanowski, A. y Galton, P. M. 1991. Braincase of *Enaliornis*, and early Cretaceous bird from England. *Journal of Vertebrate Paleontology* 11 (1): 90-107
- Elzanowski, A. y Wellnhofer, P. 1996. Cranial morphology of *Archaeopteryx*: Evidence from the seventh skeleton. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16 (1): 81-94.
- Evans, D. C. 2005. New evidence on brain – endocranial cavity relationships in ornithischian dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica* 50 (3): 617-622
- Evans, D. C. 2006. Nasal cavity homologies and cranial crest function in lambeosaurine dinosaurs. *Paleobiology* 32 (1): 109-125
- Ezcurra, M. D. 2007. The cranial anatomy of the coelophysoid theropod *Zupaysaurus rougieri* from the Upper Triassic of Argentina. *Historical Biology* 19 (2): 185-202
- Ezcurra, M. D. y Novas, F. 2006. Phylogenetic relationships of the Triassic theropod *Zupaysaurus rougieri* from NW Argentina. *Historical Biology* 18: 1-38
- Filippi, L. S. y Garrido, A. 2006. Nuevos restos de titanosaurios (Saurischia, Sauropoda) en el Cretácico Superior de norte de Patagonia, Rincón de los Sauces, Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 43 (4): 39R

Forster, C. A., Sampson, S. D., Chiappe, L. M. y Krause, D. W. 1998. The theropod ancestry of birds: new evidence from the Late Cretaceous of Madagascar. *Science* 279: 1915-1919

Franzosa, J. 2001. Constructing digital endocasts of theropods using a high-resolution X-ray computed tomography scanner. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21 (3): 51A

Franzosa, J. y Rowe, T. 2005. Cranial endocast of the Cretaceous theropod dinosaur *Acrocanthosaurus atokensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25 (4): 859-864

Galton, P.M. 1977. On *Staurikosaurus pricei*, an early saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil, with notes on the Herrerasauridae and Poposauridae. *Palaont. Z.* 51: 234-245

Galton, P.M. 1984. Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus* from the Knollenmergel (Middle Keuper, Upper Triassic) of Germany. I. Two complete skulls from Trossingen/Würt with comments on the diet. *Geologica et Palaeontologica* 18: 139-171

Galton, P. M. 1985a. Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus* from the Knollenmergel (Middle Keuper, Upper Triassic) of Germany. II. All the cranial material and details of soft-part anatomy. *Geologica et Palaeontologica* 19: 119-159.

Galton, P. M. 1985b. Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Sellosaurus gracilis* from the Middle Stubensandstein (Upper Triassic) of Nordwürttemberg, West Germany. *Stuttgarter Beitr. Naturk.* 118: 0-39

Galton, P. M. 1988. Skull bones and endocranial casts of stegosaurian dinosaur *Kentrosaurus* Hennig, 1915 from Upper Jurassic of Tanzania, East Africa. *Geologica et Palaeontologica* 22: 123-143.

Galton, P. M. 1989. Crania and endocranial casts from ornithomimid dinosaurs of the families Dryosauridae and Hypsilophodontidae (Reptilia: Ornithischia). *Geologica et Palaeontologica* 23: 217-239.

Galton, P. M. 1996. Endocranial casts of the Plated Dinosaur *Stegosaurus* (Upper Jurassic, Western USA): a complete undistorted cast and the original specimens of Othniel Charles Marsh. En: *The armored dinosaurs* (Carpenter, K. editor). Indiana University Press, pp: 103-129.

Galton, P. M. y Knoll, F. 2006. A saurischian dinosaur braincase from the Middle Jurassic (Bathonian) near Oxford, England: from the theropod *Megalosaurus* or the sauropod *Cetiosaurus*?. *Geol. Mag.* 143 (6): 905-921

García, R., Paulina Carabajal, A. y Salgado, L. 2008. Un nuevo basicráneo de titanosaurio de la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano), Provincia de Río Negro, Patagonia, Argentina. *Gaia*

- Gauthier, J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. En: *The origin of birds and the evolution of flight* (Padian, K. editor). Memoirs of the California Academy of Sciences Number 8:1-55
- Gavrilov, K. 1959. Curso de anatomía y fisiología comparadas. Universidad Nacional del Tucumán, capítulo IV: Esqueleto. pp: 223-302
- Giffin, E. B. 1989. Pachycephalosaur paleoneurology (Archosauria: Ornithischia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 9 (1): 67-77
- Gilmore, C. W. 1920. Osteology of the carnivorous Dinosauria in the United States Museum, with special reference to the genera *Allosaurus* and *Ceratosaurus*. *Bulletin of the United States National Museum* 110:1-154
- Goloboff, P. 1998. Principios básicos de cladística. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires, 81 pp.
- Goloboff, P. Farris, J. S. y Nixon, K. 2003. T.N.T. Tree Analysis Using New Technology. Version 1.1. Program and documentation. *Available from the authors and at* [www.zmuc.dk/public/phylogeny](http://www.zmuc.dk/public/phylogeny)
- Goodrich, E. 1958. Studies on the structure and development of vertebrates. Dover Publications, NY, volume 1, capítulo 6: 230-295
- Gow, C. E. 1990. Morphology and growth of the *Massospondylus* braincase (Dinosauria, Prosauropoda). *Palaeont. Afr.* 27:59-75
- Gower, D. J. y Sennikov, A. G. 1996. Endocranial casts of early archosaurian reptiles. *Paläont. Z.* 70 (3-4): 579-589
- Gower, D. J. y Weber, E. 1998. The braincase of *Euparkeria*, and the evolutionary relationships of birds and crocodilians. *Biological Reviews* 73: 367-411
- Harris, J. D. 1998. A reanalysis of *Acrocanthosaurus atokensis*. Its phylogenetic status, and paleobiogeographic implication based on a new specimen from Texas. *New Mexico Mus. of Nat. Hist. and Science. Bull.* 13: 1-75
- Herring, S. W. 1993. Epigenetic and functional influences on skull growth. En: *The skull* (Hanken, J. and Hall, B. K., editors). Volume 1. The University Chicago Press, pp: 153-206
- Holliday, C. M. y Witmer L. C. 2004. Anatomical domains within the heads of archosaurs and their relevance for functional interpretation. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24 (supp 3): 71A
- Holtz, T. R. Jr. 1994. The phylogenetic position of the Tyrannosauridae: implications for theropod systematics. *Journal of Paleontology* 68 (5):1100-1117

- Holtz, T.R. Jr. 1995. A new phylogeny of the Theropoda. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15(3):35A
- Holtz, T.R. Jr. 1996. Phylogenetic analysis of the non avian tetanurine dinosaurs (Saurischia: Theropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16 (3): 42A
- Holtz, T. R. jr. 1998. A new phylogeny of the carnivorous dinosaurs. *Gaia* 15: 5-61
- Holtz, T. R. Jr. 2001a. Arctometatarsalia revisited: The problem of homoplasy in reconstructing theropod phylogeny. En: *New Perspectives on the origin and evolution of birds* (Gauthier, J. and Gall, L. F., editors). Yale University Press, New Heaven, pp: 99-122
- Holtz, T. R. Jr. 2001b. The phylogeny and taxonomy of the Tyrannosauridae. En: *Mesozoic Vertebrate life* (Tanke, D. H. and Carpenter, K., editors). Indiana University Press, pp: 64-83
- Holtz, T. R. Jr. 2004. Tyrannosauroidae. En: *The Dinosauria* (Weishampel, D.B., Dodson, P. and Osmólska, H. editors). University of California Press, pp: 111-136
- Holtz, T. R., Molnar, R. E. y Currie, P. J. 2004. Basal Tetanurae. En: *The Dinosauria* (Weishampel, D. B., Dodson, P. and Osmólska, H. editors). University of California Press, pp: 71-110
- Holtz, T. R. Jr. y Padian, K. 1995. Definition and diagnosis of Theropoda and related taxa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15 (3): 35A
- Holtz, T. R. Jr. y Osmólska, H. 2004. Saurischia. En: *The Dinosauria* (Weishampel, D.B., Dodson, P. and Osmólska, H. editors). University of California Press, pp: 21-24
- Hopson, J. A. 1979. Paleoneurology. En: *Biology of the Reptilia*, cap. 2 Neurology (Gans, C., editor), vol, 9. Academic Press. NY pp: 39-146
- Hopson, J. A. 1980. Relative brain size in Dinosaurs. American Association for the advancement of science selected symposium. 28: 287-310
- Horner, J. R. 1992. Cranial morphology of *Prosaurolophus* (Ornithischia: Hadrosauridae) with descriptions of two new hadrosaurid species and an evaluation of hadrosaurid phylogenetic relationships. *Museum of the Rockies, occasional paper* n° 2. 119 pp.
- Hu, S-Y. 1964. [Carnosaurian remains from Alashan, Inner Mongolia]. *Vertebrata Palasiatica* 8: 42-63 (en chino)
- Huene, F. von. 1906. [Über das Hinterhaupt von *Megalosaurus bucklandi* aus Stonesfield] [On the occiput of *Megalosaurus* from Stonesfield]. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* I:1-12

Huene, F. von. 1907-08. [Die Dinosaurier der europäischen Triasformation mit Berücksichtigung der aussereuropäischen Vorkommnisse]. Geol. Palaeontol. Abhandl. Supp. 1-419 (en alemán)

Huene, F. von. 1914a. [Nachträge zur meinen früheren Beschreibungen triassischer Saurischia]. [Additions to my previous descriptions of Triassic Saurischia] Geol. Palaeontol. Abh 13: 67-82

Huene, F. von. 1914b. [Über die Zweistammigkeit der dinosaurier mit beitragen zur kenntnis einge schadel]. [On the diphyletic nature of the Dinosauria, with contributions to the knowledge of several skulls]. Neues Jahrb f. Min, Beil-Bd 37:577-589

Huene, F. von. 1929. Los Saurisquios y Ornitisquios del Cretáceo argentino. Anales del Museo de La Plata 3: 1-196.

Huene, F. von. 1932. [Die fossile Reptil-Ordnung Saurischia, ihre Entwicklung und Geschichte]. Monog. Geol. Pal (1) 4: 1-136 (en alemán)

Hurum, J. H. y Sabath, K. 2003. Giant theropod dinosaurs from Asia and North America: skulls of *Tarbosaurus bataar* and *Tyrannosaurus rex* compared. Acta Palaeontol. Pol. 48 (2): 161-190

Hwang, S. H., Norell, M. A., Qiang, J. y Keqin, G. 2004. A Large compsognathid from the Early Cretaceous Yixian Formation of China. Journal of Systematic Palaeontology 2: 13-30

Iordansky, N. N. 1973. The skull of the Crocodylia. En: *Biology of the Reptilia* (Gans, C and Parsons, T. S., editors). London, Academic Press, vol. 4: 201-262.

Jerison, H.J. 1969. Relative brain size and behavior in archosaurian reptiles. American Naturalist 103:575-588

Kardong, K. V. 1999. Vertebrados. Anatomía comparada, función, evolución. McGraw-Hill Interamericana, capítulo 7: 217-269

Kirkland, J. I., Smith, D. K. y Wolfe, D. G. 2005a. Holotype braincase of *Nothronychus mckinleyi* Kirkland and Wolfe 2001 (Theropoda; Therizinosauridae) from the Upper Cretaceous (Turonian) of West-Central New Mexico. En: *Carnivorous Dinosaurs* (Carpenter, K. editor). Indiana University Press, pp: 87-95

Kirkland, J. I., Zanno, L. E., Sampson, S. D., Clark, J. M. y DeBlieux, D. D. 2005b. A primitive therizinosaurid dinosaur from the Early Cretaceous of Utah. Nature 435: 84-87

Krause, D. W., Sampson, S. D., Carrano, M. T. y O'Connor, P. M. 2007. Overview of the history of discovery, taxonomy, phylogeny, and biogeography of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. Journal of Vertebrate Paleontology 27(sup.2): 1-20 Memoir



- Kurzanov, S. M. 1976. [Braincase structure in the carnosaur *Itemirus* n.gen. and some aspects of the cranial anatomy of dinosaurs]. Paleontol. Zh. 1976 (3): 127-137 (en ruso)
- Kurzanov, S. M. 1985. [The skull structure of the dinosaur *Avimimus*]. Paleonto. Zhur., 4:81-89 (en ruso)
- Lamanna, C. M., Matinez, R. D. y Smith, J. B. 2002. A definitive abelisaurid theropod dinosaur from the Early Late Cretaceous of Patagonia. Journal of Vertebrate Paleontology 22 (1): 58-69
- Lambe, L. M. 1904. On *Dryptosaurus incrassatus* (Cope) from the Edmonton series of the North West territory. Geological Survey of Canada 870: 1-27
- Lambe, L. M. 1914. On a new genus and species of carnivorous dinosaur from the Belly River Formation of Alberta, with a description of the skull of *Stephanosaurus marginatus* from the same horizon. The Ottawa Naturalist 28: 13-20
- Langer, M. C. 2004. Basal Saurischia. En: *The Dinosauria* (Weishampel, D. B., Dodson, P. and Osmólska, H., editors). University of California Press, pp: 25-46
- Larsson, H. C. E. 1996. Cranial morphology of the African theropod *Carcharodontosaurus saharicus* (Allosauroida). Society of Vertebrate Paleontology, NY.
- Larsson, H. E. C. 2001. Endocranial anatomy of *Carcharodontosaurus saharicus* (Theropoda, Allosauroida) and its implications for theropod brain evolution. En: *Mesozoic Vertebrate Life* (Tanke, D. and Carpenter, K., editors). Indiana University Press, pp: 19-33
- Larsson, H. C. E., Sereno, P. C. y Wilson, J. A. 2000. Forebrain enlargement among nonavian theropod dinosaurs. Journal of Vertebrate Paleontology 20 (3): 615-618
- Lull, R.S. y N.E. Wright, 1942. Hadrosaurian dinosaurs of North America. Geological Society of America, Special Papers 40: 1-242.
- Lydekker, R. 1893. Contributions to the study of the fossil vertebrates of Argentina. I. The dinosaurs of Patagonia. An. Mus. La Plata Sect. Paleontol. 2: 1-14
- Madsen, J. H. 1976. *Allosaurus fragilis*: a revisted osteology. Utah Geological and Mineralogical Survey Bulletin 109:3-163
- Madsen, J. Jr.y Welles, S. 2000. *Ceratosaurus* (Dinosauria, Theropoda) a revised osteology. Miscellaneous publication 00-2. Utah Department of Natural Resources. 80 pg.
- Mahler, L. 2005. Record of Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from the Cenomanian of Morocco. Journal of Vertebrate Paleontology 25 (1): 236-239

- Makovicky, P. J. y Norell, M. A. 1998a. An ornithomimid braincase from Ukhaa Tolgod (Upper Cretaceous), Gobi Desert, Mongolia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18 (3): 60A
- Makovicky, P. J. y Norell, M. A. 1998b. A partial ornithomimid braincase from Ukhaa tolgod (Upper Cretaceous, Mongolia). *American Museum Novitates* 3247: 1-16
- Makovicky, P. J. y Norell, M. A. 2004. Troodontidae. En: *The Dinosauria* (Weishampel, D. B., Dodson, P. and Osmólska, H. editors). University of California Press. pp: 184-195
- Makovicky, P. J. y Sues, H-D. 1998. Anatomy and the phylogenetic relationships of the theropod dinosaur *Microvenator celer* from the Lower Cretaceous of Montana. *Am. Museum Novitates*. 3240: 1-27
- Makovicky, P. J., Apesteguía, S. y Agnolín, F. 2005. The earliest dromaeosaurid theropod from South America. *Nature* 437: 1007-1011
- Makovicky, P. J., Norell, M. A., Clark, J. M. y Rowe, T. 2003. Osteology and relationships of *Byronosaurus jaffei* (Theropoda: Troodontidae). *American Museum Novitates* 3402:
- Maleev, Y. A. 1965. [The carnosaur dinosaur brain] en ruso. *Paleontology Zhurnal* 2:141-143
- Maleev, Y. A. 1974. [Fauna and biostratigraphy of the Mesozoic and Cenozoic of Mongolia. The Joint Soviet-Mongolian Paleontological Expedition] en ruso, traducido por Jisuo Jin. *Transactions*, 1:123-191
- Mahler, L. 2005. Record of Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from the Cenomanian of Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25 (1): 236-239
- Marsh, O. C. 1881. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part V. *Am. J Sci.*, ser 3, 21: 417-423
- Martinelli, A. G. y Forasiepi, A. M. 2004. Late Cretaceous Vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Rio Negro province, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales* 6 (2): 257-305.
- Martinez, R. N. en prensa. *Adeopapposaurus mognai* gen. et sp. nov. (Dinosauria: Sauropodomorpha) with comments on adaptation of basal Sauropodomorpha. *Journal of Vertebrate Paleontology*.
- Martinez, R. D., Jiménez, O., y Bochaty, G. 1986. *Xenotarsosaurus bonapartei* nov. gen. et sp. (Carnosauria, Abelisauridae), un nuevo Theropoda de la Formación Bajo Barreal, Chubut, Argentina. *Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 2: 23-31

- Martínez, R. D., Maure, A., Oliva, M. y Luna, M. 1993. Un maxilar de Theropoda (Abelisauria) de la Fm Bajo Barreal (Cretácico Superior) Patagonia. *Ameghiniana* 30 (4): 109-110
- Maryanska, T., Osmólska, H. y Wolsan, M. 2002. Avialan status for Oviraptorosauria. *Acta palaeontol. Pol.* 47 (1): 97-116
- Molnar, R. E. 1991. The cranial morphology of *Tyrannosaurus rex*. *Palaeontographica Abhandlungen* 217: 137-176
- Molnar, R. E., Kurnazov, S. y Zhiming, D. 1990. Carnosauria. En: *The Dinosauria* (Weishampel, D.B., Dodson, P. and Osmólska, H., editors). University of California Press, pp: 169-209
- Norell, M. A. y Makovicky, P. J. 2004. Dromaeosauridae. En: *The Dinosauria* (Weishampel, D. B., Dodson, P. and Osmólska, H. editors). University of California Press, pp: 196-209
- Norell, M. A., Clark, J. M. y Makovicky, P. J. 2001. Phylogenetic relationships among coelurosaurian theropods. En: *New perspectives on the origin and Early Evolution of Birds* (Gauthier, J. y Gall, L. F., editors). Yale University Press, New Heaven, pp: 49-67
- Norell, M. A., Makovicky, P. J. y Clark, J. M. 2000. A new troodontid from Ukhaa Tolgod, Late Cretaceous, Mongolia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 7-11
- Norell, M. A., Makovicky, P. J. y Clark, J. M. 2004. The braincase of *Velociraptor*. En: *The feathered dragons* (Currie, P.J., Koppelhus, E., Shugar, M. A. and Wright, J. editors). Indiana University Press, pp: 133-143
- Norell, M. A., Clark, J. M., Turner, A. H., Makovicky, P. J., Barsbold, R. y Rowe, T. 2006. A new dromaeosaurid theropod from Ukhaa Tolgod (Omnogov, Mongolia). *American Museum Novitates* 3545: 1-51
- Novas, F. E., 1986. Un probable terópodo (Saurischia) de la Formación Ischigualasto (Triásico Superior, San Juan, Argentina). IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, 2: 1-6.
- Novas, F. E. 1989. The tibia and tarsus in Herrerasauridae (Dinosauria, *incertae sedis*) and the origin and evolution of the dinosaurian tarsus. *Journal of Paleontology* 63: 677-690
- Novas, F. E. 1992. Phylogenetic relationships of the basal dinosaur, the Herrerasauridae. *Palaeontology* 35: 51-62
- Novas, F. E. 1993. New information on the systematics and postcranial skeleton of *Herrerasaurus ischigualastensis* (Theropoda: Herrerasauridae) from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13 (4): 400-423

- Novas, F. E. 1996. Dinosaur monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 723-741
- Novas, F. E. 1997a. Abelisauridae. En: *Encyclopedia of Dinosaurs* (Currie, J. P. and Padian, K., editors). Academic Press, pp: 1-2
- Novas, F. E., Agnolin, F. L. y Bandyopadhyay, S. 2004. Cretaceous theropods from India: a review of specimens described by Huene and Matley (1933). *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales* 6 (1): 67-103
- Novas, F. E., Valais, S., Vickers-Rich, P. y Rich, T. 2005. A large theropod dinosaur from Patagonia, Argentina, and the evolution of carcharodontosaurids. *Naturwissenschaften* 92: 226-230
- Novas, F. E., de Souza Carvalho, I, Borges Ribeiro, L. C., Méndez, M. H. 2008. First abelisaurid bone remains from the Maastrichtian Marília Formation, Bauru Basin, Brazil. *Cretaceous Research* 29: 625-635
- Nowinski, A. 1971. *Nemegtosaurus mongoliensis* n. gen., n. sp., (Sauropoda) from the uppermost Cretaceous of Mongolia. *Paleontologia Polonica* 25: 57-81.
- Osborn, H. F. 1912. Crania of *Tyrannosaurus* and *Allosaurus*. *Memoirs of the American Museum of Natural History* 1:1-30
- Osborn, H. F. 1917. Skeletal adaptations of *Ornitholestes*, *Struthiomimus*, *Tyrannosaurus*. *Bulletin American Museum of Natural History* 35: 733-771
- Osborn, H. F. 1924. Three new Theropoda, *Protoceratops* zone, central Mongolia. *American Museum Novitates* 144: 1-12
- Osmólska, H. 1976. New light on the skull anatomy and systematic position of *Oviraptor*. *Nature* vol 262 num 5570: 683-684
- Osmólska, H. 2004. Evidence on relation of brain to endocranial cavity in oviraptorid dinosaurs. *Acta Palaeontol. Pol.* 49 (2): 321-324
- Osmólska, H., Currie, P. J. y Barsbold, R. 2004. Oviraptorosauria. En: *The Dinosauria* (Weishampel, D. B., Dodson, P. and Osmólska, H., editors). University of California Press, pp: 165-183
- Osmólska, H., Roniewicz, E. y Barsbold, R. 1972. A new dinosaur *Gallimimus bullatus*, n. gen. n. sp. (Ornithomimidae) from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontol. Polonica*, 27: 103-143
- Ostrom, J. H. 1978. The osteology of *Compsognathus longipes* Wagner. *Zitteliana* 4: 73-118
- Padian, K. 1997. Dinosauria: Definition. En: *Encyclopedia of Dinosaurs* (Currie, P. J. and Padian, K., editors). Academic Press, pp: 175-179

- Padian, K. 2004. Basal Avialae. En: *The Dinosauria* (Weishampel, D. B., Dodson, P. and Osmólska, H., editors). University of California Press, pp: 210-231
- Paulina Carabajal, A. 2005. Morfología del oído interno de los dinosaurios: un ejemplo para Sauropoda. Primeras observaciones para un titanosaurio. *Ameghiniana* 42 (4): 75R
- Paulina Carabajal, A. y Canale, J. I. 2007. Cranial endocast of the carcharodontosaurid theropod *Giganotosaurus carolinii* Coria and Salgado. *Ameghiniana* 44 (4): 32R
- Paulina Carabajal, A. y Coria, R. 2005. Un inusual frontal de Theropoda del Cretácico Superior de la Patagonia. *Ameghiniana* 42 (4): 39R
- Paulina Carabajal, A. y Salgado L. 2007. El basicráneo de un titanosaurio (Dinosauria, Sauropoda) del Cretácico Superior del norte de Patagonia: descripción y aportes al conocimiento del oído interno de los dinosaurios. *Ameghiniana* 44 (1): 109-120
- Paulina Carabajal, A., Coria, R. A. y Chiappe, L. M. 2006. Sobre un basicráneo de saurópodo del Cretácico Tardío del Neuquén. *Ameghiniana* 43 (4): 51R
- Paulina Carabajal, A., Coria, R. A. y Chiappe, L. M. 2008. An incomplete Late Cretaceous braincase (Sauropoda: Titanosauria): New insights about the dinosaurian inner ear and endocranium. *Cretaceous Research* 29: 643-648
- Perez-Moreno, B. P., Sanz, J. L., Sudre, J. y Sige, B. 1993. A theropod dinosaur from the Lower Cretaceous of southern France. *Rev. Paleobiol.* 7: 173-188
- Perez-Moreno, B. P., Sanz, J. L., Buscaglioni, A. D., Moratella, J.J., Ortega, F. y Rasskin-Gutman, D. 1994. A unique multitoothed ornithomimosaur dinosaur from the Lower Cretaceous of Spain. *Nature* 370: 363-367
- Pisani, D., Yates, A. M., Langer, M. C. y Benton, M. J. 2002. A genus-level supertree of the Dinosauria. *Proc. R. Soc. Lond.* 269: 915-921
- Pourtless, J. A. 2004. The braincase of *Syntarsus rhodeniensis*: not so birdy after all. *Ultradarwinian*. <http://ultradarwinian.gnyp.com/archives/002968.html>
- Powell, J. E. 1992. Osteología de *Saltasaurus loricatus* (Sauropoda-Titanosauridae) del Cretácico Superior del Noroeste argentino. En: *Los dinosaurios y su entorno biótico* (Sanz, J.L y Buscaglioni, A.D. editores). Cuenca: Instituto Juan de Valdés, pp: 165-230
- Powell, J. E. 2003. Revision of South American Titanosaurid dinosaurs: palaeobiological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects. *Records of the Queen Victoria Museum* 111: 1-173.
- Raath, 1969

Raath, M. A. 1977. The anatomy of the Triassic theropod *Syntarsus rhodesiensis* (Saurischia: Podokesauridae) and a consideration of its biology. Rhodes University, Grahamstown, Sud Africa. Tesis doctoral, 233 pg.

Raath, M.A. 1985. The theropod *Syntarsus* and its bearing on the origin of birds. En: *The beginnings of birds* (Hetch, M. K., Ostrom, J. H., Viohl, G. y Wellnhofer, P., editors). Eichstatt: Freunde des Jura-Museums, pp: 219-227

Rauhut, O. W. M. 2003. The interrelationships and evolution of basal theropod dinosaurs. *Special Papers in Paleontology* 69: 1-213

Rauhut, O. W. M. 2004. Braincase structure of the Middle Jurassic theropod dinosaur *Piatnitzkysaurus*. *Canadian Journal of Earth Sciences* 41: 1109-1122

Rayfield, J. E., Norman, D. B., Horner, C. C., Horner, J. R., Smith, P. M., Thomason, J. J. y Upchurch, P. 2001. Cranial design and function in a large theropod dinosaur. *Nature* 409: 1033-1037

Reig, O. 1963. La presencia de dinosaurios saurisquios en los "estratos de Ischigualasto" (Mesotriásico Superior) de las Provincias de San Juan y La Rioja (República Argentina). *Ameghiniana* 3: 3-20

Rogers, S. W. 1998. Exploring Dinosaur Neuropaleobiology: Computed Tomography Scanning and Analysis of an *Allosaurus fragilis* Endocast. *Neuron* 21: 673-679

Rogers, S. W. 1999. *Allosaurus*, crocodiles, and birds: evolutionary clues from spiral computed tomography of an endocast. *Anat. Rec.* 257: 162-173

Romer, A. S. 1968. Notes and Comments on Vertebrate Paleontology. University of Chicago Press, Chicago.

Romer, A. S. 1970. The vertebrate body. W. B Saunders Company, capítulo 8: 210-241

Romer, A. S. 1976. Osteology of the reptiles. The University of Chicago press, 772 pp.

Russell, D. A. 1969. A new specimen of *Stenonychosaurus* from the Oldman Formation (Cretaceous) of Alberta. *Canadian Journal of Earth Sciences* 6: 595-612

Russell, D. A. 1970. *Tyrannosaurus* from the Late Cretaceous of Western Canada. *Natl. Mus. Nat. Sci. Publ. Palaeontol.*, 1: 1-34

Russell, D. A. y Dong, Z-M. 1993. The affinities of a new theropod from the Alxa desert, Inner Mongolia, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 30: 2107-2127

Salgado, L. y Bonaparte, J. 1991. Un nuevo saurópodo Dicraeosauridae *Amargasaurus cazui* gen. et sp. nov., de la Provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 28: 333-346

Salgado L. y Calvo J. O. 1992. Cranial osteology of *Amargasaurus cazaui* Salgado & Bonaparte (Sauropoda, Dicraeosauridae) from the Neocomian of Patagonia. *Ameghiniana* 29 (4): 337-346.

Salgado, L. y Calvo, J. O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. II: the cranial evidence. *Ameghiniana* 34 (1): 33-48.

Sampson, S. D., Witmer, L. M., Forster, C. A., Krause, D. W., O'Connor, P. M., Dodson, P. y Ravoavy, F. 1998. Predatory dinosaur remains from Madagascar: implications for the Cretaceous biogeography of Gondwana. *Science* 280: 1048-1051

Sampson, S.D., Krause, D.W., Dodson, P. y Forster C.A., 1996. The premaxilla of *Majungasaurus* (Dinosauria, Theropoda), with implications for Gondwanan paleobiogeography. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16\_ 601-605.

Sampson, S. D. y Witmer, L. M. 2007 Craniofacial anatomy of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, memoir 8 (Supp 2): 32-102

Sampson, S. D., Witmer, L. M. Forster, C. A., Krause, D. W., O'Connor, P. M., Dodson, P. y Ravoavy, F. 1998. Predatory dinosaur remains from Madagascar: Implications for the Cretaceous biogeography of Gondwana. *Science* 280: 1048-1051

Sampson, S. D, Carrano, M. T y Forster, C. A. 2001. A bizarre predatory dinosaur from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature* 409: 504-506

Sanders, K. R. y Smith D. K. 2005. The endocranium of the theropod dinosaur *Ceratosaurus* studied with computed tomography. *Acta Palaeontol. Pol.* 50 (3): 601-616

Sedlmayr, J. C. 2002. Anatomy, evolution, and functional significance of cephalic vasculature in Archosauria. PhD dissertation, Ohio University, USA. 398 pág.

Sereno, P. C. 1993. The pectoral girdle and forelimb of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 425-450

Sereno, P. C. 1997. Origin and evolution of dinosaurs. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 25: 435-489

Sereno, P. C. 1998. A rationale for phylogenetic definitions, with applications to the higher-level taxonomy of Dinosauria. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 210: 41-83

- Sereno, P. C. 1999. The evolution of dinosaurs. *Science* 284: 2137-2147
- Sereno, P. C. y Novas, F. E. 1990. Dinosaur origins and the phylogenetic position of pterosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 10: 42A
- Sereno, P. C. y Novas F. E. 1992. The complete skull and skeleton of an early dinosaur. *Science* 258: 1137-1140.
- Sereno, P. C. y Novas, F. E. 1993. The skull and neck of the basal theropod *Herrerasaurus* ischigualastensis. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13 (4): 451-476
- Sereno, P. C., Wilson, J. A. y Conrad, J. L. 2004. New dinosaurs link southern landmasses in the Mid-Cretaceous. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271: 1325-1330
- Sereno, P. C., Forster, K., Rogers, R. y Moneta, A. 1993. Primitive dinosaur skeleton from Argentina and the early evolution of Dinosauria. *Nature* 361: 64-66
- Sereno, P. C., Wilson, J. A., Larsson, H. C. E., Dutheil, D. B. y Sues, H-D. 1994. Early Cretaceous dinosaurs from the Sahara. *Science* 255: 845-848
- Sereno, P. C., Dutheil, D. B., Iarocene, M., Larsson, H. C. E., Lyon, G. H., Magwene, P. M., Sidor, C. A., Varrichio, D. J. y Wilson, J. A. 1996. Predatory dinosaurs from the Sahara and the Late Cretaceous faunal differentiation. *Science* 272: 986-991
- Sereno, P. C., Beck, A. L., Dutheil, D. B., Gado, B., Larsson, H. C. E., Lyon, G. H., Marcot, J. D., Rauhut, O. W. M., Sadleir, R. W., Sidor, C. A., Varrichio, D. J., Wilson, G. P. y Wilson, J. A. 1998. A long-snouted predatory dinosaur from Africa and the evolution of spinosaurids. *Science* 282: 1298-1302
- Sereno, P.C., Wilson, J. A., Witmer, L.M., Whitlock, J.A., Maga, A., Ide, O. y Rowe, T. A. 2007. Structural Extremes in a Cretaceous Dinosaur. *PLoS ONE* 2(11). doi:10.1371/journal.pone.0001230
- Smith, N. D., Makovicky, P. J., Hammer, W. R. y Currie, P. J. 2007a. Osteology of *Cryolophosaurus ellioti* (Dinosauria: Theropoda) from the Early Jurassic of Antarctica and implications for early theropod evolution. *Zoological Journal of Linnean Society* 151: 377-421
- Smith, N. D., Makovicky, P. J., Pol, D., Hammer, W. R. y Currie, P. J. 2007b. The Dinosaurs of the Early Jurassic Hanson Formation of the Central Transantarctic Mountains: Phylogenetic Review and Synthesis. U.S. Geological Survey and The National Academies; USGS OFR-2007-xxx, Chp.yyy, doi:10.3133.
- Smith, N. D., Makovicky, P. J., Pol, D., Hammer, W. R. y Currie, P. J. 2008. Phylogenetic relationships and biogeographical implications of the vertebrate fauna of the Early Jurassic Hanson Formation, Antarctica. III congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, resúmenes: 236



Snively, E. 2006. Functional variation of neck muscles and feeding style in tyrannosaurids and other large theropods. Tesis doctoral, University of Calgary

Squires, T. M. 2004. Optimizing the vertebrate vestibular semicircular canal: could we balance any better? *The American Physical Society* 93 (19): 198106-1/198106-4

Stipanovich, P. N. 1983. The Triassic of Argentina and Chile. En: *The phanerozoic geology of the world* (Moullade, M. and Nairn, A. E. M., editors). Elsevier Press, Amsterdam, pp: 181-199

Stokstad, E. 2005. *Tyrannosaurus rex* gets sensitive. *Science* 310: 966-967

Stovall, J. W. y Langston, W., Jr. 1950. *Acrocanthosaurus atokensis*, a new genus and species of Lower Cretaceous Theropoda from Oklahoma. *The American Midland Naturalist* 43: 696-728

Stromer, E. 1931. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 10. Ein skelett-rest von *Carcharodontosaurus* nov. gen. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Abt. 9: 1-23

Stucchi, M., Urbina, M. y Giraldo, A. 2003. Una nueva especie de Spheniscidae del Mioceno Tardío de la Formación Pisco, Perú. *Bull. Inst. fr. études andines*. 32 (2): 361-375

Sues, H-D. 1990. *Staurikosaurus* and Herrerasauridae. En: *The Dinosauria* (Weishampel, D.B., Dodson, P. and Osmólska, H., editors). University of California Press, pp: 143-147

Sues, H-D. 1997. On *Chirostenotes*, a Late Cretaceous oviraptorosaur (Dinosauria: Theropoda) from western North America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 698-716

Sues, H-D., Frey, E., Martill, D. M. y Scott, D. M. 2002. *Irritator challengeri*, a spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 535-547

Surkov, M. V. y Benton, M. J. 2004. The basicranium of dicynodonts (Synapsida) and its use in phylogenetic analysis. *Palaeontology* 47 (3): 619-638

Taquet, P. y Welles, S. P. 1977. Redescription du crane de dinosaure Theropode de dives (Normandie). *Annales de Paleontologie (vertèbres)* 63 (2): 191-206

Therrien, F. y Henderson, D. 2007. My theropod is bigger than yours... or not: estimating body size from skull length in theropods. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27 (1): 108-115

Therrien, F., Henderson D. M., y Ruff C. B. 2005. Bite me: biomechanical models of theropod mandibles and implications for feeding behavior. En: *The Carnivorous*

*Dinosaurs* (Carpenter, K., editor). Indiana University Press, Bloomington. pp. 179-237

Tidwell, V. y Carpenter, K. 2003. Braincase of an Early Cretaceous titanosauriform sauropod from Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23 (1): 176-180.

Tykoski, R. S. 1998. The osteology of *Syntarsus kayentakatae* and its implications for ceratosaurid phylogeny. University of Texas, Austin. Tesis Master, 217 pp.

Tykoski, R. S. 2005. Anatomy, ontogeny, and phylogeny of coelophysoid theropods. Tesis doctoral. University of Texas at Austin

Tykoski, R. S. y Rowe, T. 2004. Ceratosauria. En: *The Dinosauria* (Weishampel, D.B., Dodson, P. and Osmólska, H., editors). University of California Press, Berkeley pp: 47-70

Vickaryous, M. K. y Russell, N. P. 2003. A redescription of the skull of *Euoplocephalus tutus* (Archosauria: Ornithischia): a foundation for comparative and systematic studies of ankylosaurian dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 137: 157-186

Walker, A. 1985. The braincase of *Archaeopteryx*. In Hetch, M.K., Ostrom, J.H., Viohl, G. y Wellnhofer, P. (eds). *The beginnings of birds*: 123-134. Eichstatt: Freunde des Jura-Museums.

Welles, S. P. 1984. *Dilophosaurus wetherilli* (Dinosauria, Theropoda) osteology and comparisons. *Palaeontographica Abt A* 185(4-6): 85-180

Welles, S. P. y Langston, W. Jr. No publicado. The braincase of the early Cretaceous theropod dinosaur *Acrocanthosaurus atokensis* Stoval & Langston.

Welles, S. P. y Powell, X. No publicado. The cranium of *Eustreptospondylus oxoniensis* (Dinosauria/Theropoda).

Whetstone, K. N. 1983. Braincase of Mesozoic birds: I. New preparation of the "London" *Archaeopteryx*. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2 (4): 439-452

Wienz, J. J. 2003. Missing Data, Incomplete Taxa, and Phylogenetic Accuracy. *Systematic. Biologists* 52 (4): 528-538

Wilkinson, M. 1995. More on reduced consensus methods. *Syst. Biol.* 44: 436-440.

Wilkinson, M. y Benton, M. J. 1996. Sphenodontid phylogeny and the problems of multiple trees. *Philos. Trans. R. Soc. London B* 351: 1-16.

Wilson, J. A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136: 217-276

Wilson, J. A. 2005. Redescription of the mongolian sauropod *Nemegtosaurus mongoliensis* Nowinski (Dinosauria: Saurischia) and comments on Late Cretaceous sauropod diversity. *Journal of Systematic Palaeontology* 3 (3): 283-318

Wilson, J. A. y Sereno, P. C. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* sup. (2): 1-68

Wilson, J. A., Malkani, M. S. y Gringerich, P. D. 2005. A sauropod braincase from the Pab Formation (Upper Cretaceous, Maastrichtian) of Balchistan, Pakistan. *Gond. Geol. Magz* 8: 101-109

Wilson, J. A., Sereno, P. C., Srivasta, S., Bhatt, D.K., Koshla A. y Sahni, A. 2003. A new abelisaurid (dinosauria, Theropoda) from the Lameta Formation (Cretaceous, Maastrichtian) of India. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan* 31 (1): 1-42

Witmer, L. M. 1997. Craniofacial air sinus system. En: *Encyclopedia of Dinosaurs* (Currie, P. J. and Padian, K., editors). Academic Press, pp: 151-159

Witmer, L. M. y Ridgely, R.C. en prensa. The Cleveland tyrannosaurid skull (*Nanotyrannus* or *Tyrannosaurus*): new findings based on CT Scanning, with special reference to the braincase.

Witmer, L. M., Chatterjee, S., Franzosa, J. y Rowe, T. 2003. Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behavior. *Nature* 425: 950-953

Woodward, A. S. 1901. On some extinct reptiles from Patagonia, of the genera *Miolania*, *Dinilysia* and *Genyodectes*. *Proceedings Zoological Society of London*, 169-184 pp.

Xu, X., Norell, M., Wang H-L., Makovicky, P. J. y Wu, X-C. 2002. A basal troodontid from the Early Cretaceous of China. *Nature* 415: 780-784

Zheng, Z. 1991. [Morphology of the braincase of *Shunosaurus*] En chino. *J. Vert. PalAs* 29: 108-118

## GLOSARIO

**Ala posterolateral del parietal:** Proyección lateral del parietal que nace en la base de la cresta nuchal y se adelgaza distalmente, donde se apoya sobre el opistótico, en el borde dorsal del proceso paraoccipital.

**Ala basiesfenoidal:** ver cresta preótica.

**Arteria carótida interna** (foramen). El foramen a través del cual la carótida interna penetra el basicráneo, se encuentra sobre la cara lateral del basiesfenoides, en relación a las estructuras cresta preótica y receso timpánico lateral. Internamente en el basiesfenoides, la arteria carótida interna se dirige anteromedialmente y desemboca en la fosa pituitaria a través de un foramen individual si se mantiene separada o mediante un foramen único si se fusiona con su contraparte antes de atravesar la pared posterior de la mencionada fosa.

**Barra sagital:** En ausencia de una cresta sagital verdadera, las fosas supratemporales quedan separadas entre sí por una barra longitudinal medial en el techo craneano, formada principalmente por el parietal y en menor grado por el frontal. Esta barra puede ser delgada asemejando una cresta, o ser transversalmente ancha y plana.

**Basicráneo:** *Basicranium* (singular) o *basicrania* (plural). Es un término menos inclusivo que neurocráneo. Corresponde solo a los elementos óseos que conforman el piso de la cavidad endocraneana o la base del neurocráneo, basioccipital y basiesfenoides. Los términos *basis cranii externa* y *basis cranii interna* (Nomina Anatomica Avium, 1979) hacen referencia al aspecto externo o interno (endocraneal) del basicráneo respectivamente.

**Basioccipital:** Hueso impar que forma el sector posterior del basicráneo. Delimita ventralmente el foramen magno y forma parte de las siguientes estructuras: cóndilo occipital, cuello del cóndilo y tubérculos basales. Contacta dorsalmente con los exoccipitales, anteriormente con el Basiesfenoides y lateralmente con el opistótico.

**Basiesfenoides:** hueso impar que forma la mayor parte basicráneo y piso de la cavidad endocraneana. Forma parte de estructuras como los tubérculos basales, procesos basipterigoideos y base del proceso cultriforme. Contacta posteriormente con el basioccipital, posterolateralmente con la rama ventral del opistótico, dorsalmente con el proótico (en algunos casos con el lateroesfenoides y/u orbitoesfenoides) y anteriormente con el paraesfenoides.

***Basituberal web:*** ver lámina basituberal

**Bolsillo paracondilar:** ver receso paracondilar

**Bolsillo subcondilar:** ver receso subcondilar.

***Braincase:*** término en inglés para neurocráneo.

**Bulbo olfatorio:** Sector más anterior del telencéfalo, se desarrollan en el extremo del tracto olfatorio, separados por un septo medial (mesetmoides) y rodeados por el esfenetmoides, en algunos casos dorsalmente por los frontales. Según el grado de desarrollo alcanzado en relación a la capacidad olfatoria del animal, dejan una marca o impresión de su forma en la cara ventral del frontal.

**Caja craneana:** sinónimo de neurocráneo

**Canal semicircular:** Hay tres canales semicirculares en el oído interno. En el neurocráneo, las cavidades que los alojan conforman lo que se denomina el laberinto óseo. Los canales semicirculares anterior y posterior se encuentran en planos verticales mientras que el canal semicircular lateral está en un plano horizontal, todos ellos perpendiculares entre sí.

**Cavidad endocraneana:** cavidad encerrada por los elementos que conforman el neurocráneo, ocupada por el encéfalo y partes blandas asociadas. El basicráneo conforma el piso de esta cavidad, en lo que es la fosa medular, desde el umbral del foramen magno hasta el *dorsum sellae*.

**Cavidad neumática o receso neumático.** Depresiones o cavidades en el hueso generadas por las partes blandas de diversos sistemas neumáticos, como son los timpánicos, faríngeos o incluso del sistema cervical de sacos aéreos pulmonares. Estos recesos se clasifican como *recesos timpánicos*; *recesos basipterigoideos* y *receso basiesfenoidal*; *receso subelar* y *recesos subcondilares* respectivamente (siguiendo la clasificación propuesta por Witmer 1997).

**Columela:** *Columnilla auris*. Elemento del oído medio en forma de varilla que transmite las vibraciones de la membrana timpánica a la membrana de la ventana oval del oído interno.

**Complejo exoccipital-opistótico:** Término que hace referencia a los elementos óseos exoccipital y opistótico cuando están fusionados y no se detecta una división entre estos. Si bien el cuerpo del proceso paraoccipital está formado principalmente por el opistótico, se reconoce en general que está compuesto por este complejo.

**Complejo paraesfenoides-basiesfenoides** (*parabasiesfenoides*): Término que hace referencia a los elementos óseos paraesfenoides y basiesfenoides cuando están fusionados y no se detecta una división entre estos. El complejo forma el proceso cultriforme, si bien es el paraesfenoides el elemento principal en la formación de la estructura.

**Complejo supraoccipital-epiótico:** Término que hace referencia a los elementos óseos supraoccipital y epiótico cuando están fusionados y no se detecta una división entre estos huesos. En la cavidad endocraneana puede observarse en algunos casos (e.g. individuos juveniles), la sutura entre el proótico y este complejo, que al menos en ese sector corresponde al epiótico.

**Cóndilo:** Superficie de articulación redondeada.

**Cóndilo occipital.** El cóndilo occipital se ubica en la parte posterior del basicráneo y es la proyección mediante la cual el neurocráneo articula con la primera vértebra cervical, el atlas. En los terópodos es un proceso óseo impar, por medio del cual el

neurocráneo toma contacto y forma una articulación móvil con la columna vertebral. En terópodos en general, la mayor parte del cóndilo occipital está formada por el basioccipital, con contribuciones dorsolaterales de los exoccipitales (en algunos casos puede estar formado solo por el basioccipital).

**Cresta nugal:** Cresta formada por el parietal en la parte posterior del techo craneano, que se dispone transversal al plano sagital. Ofrece posteriormente una amplia superficie de inserción para los músculos relacionados con los movimientos de dorsiflexión de la cabeza.

**Cresta otosfenoidal:** reborde longitudinal anteroposteriormente desarrollado en el prootico, dorsalmente al foramen craneano V y receso columelar.

**Cresta parietal:** ver cresta nugal

**Cresta preótica** (*preotic pendant*): Proyección posteroventral de forma alar en la pared lateral del basicráneo, que recubre parcialmente al foramen de la carótida interna y al receso timpánico lateral cuando está presente. Compuesta tanto por proótico como basiesfenoides, a veces la participación de uno de estos elementos es mayor o total y esta es la causa de los diversos nombres que recibe esta estructura (ver Tabla de sinónimos).

**Cresta sagital:** Cresta longitudinal medial en la parte posterior del techo craneano que separa ambas fosas supratemporales. Formada principalmente por el parietal, en algunos casos alcanza el sector posterior del frontal. La cresta ofrece una superficie de inserción para los músculos temporales.

**Cresta subótica:** Este término, se propone en esta Tesis, para designar a la delgada cresta laminar proyectada posterolateralmente, que separa los forámenes de los nervios craneanos V y VII del receso columelar en algunos terópodos (e.g. *Piatnitzkysaurus*, algunos tiranosáuridos). Se desarrolla por detrás de la cresta preótica (*preotic pendant*) y está formada por el proótico. En ocasiones aparenta ser una subdivisión posterior de la cresta preótica por fusión.

**Crista antótica:** cresta que se desarrolla ventralmente al proceso postorbital del lateroesfenoides en el neurocráneo de saurópodos. En terópodos el este término no se utiliza frecuentemente, y corresponde a la cresta preótica (*preotic pendant*).

**Crista tuberalis:** La rama ventral del opistótico se proyecta ventralmente desde el borde ventral del proceso paraoccipital, alcanzando distalmente el nivel de los tubérculos basales, a los cuales contacta lateralmente. Esta lámina ósea separa el receso columelar (que queda sobre la cara lateral del neurocráneo) del foramen metótico (que queda en la región occipital del neurocráneo).

**Crista ventrolateralis:** Pared lateral del receso basiesfenoidal, formada por el Basiesfenoides. (ver receso basiesfenoidal).

**Dorsum sellae:** Es la pared posterior de la fosa pituitaria o silla turca. Las carótidas internas penetran posteroventralmente dicha pared a través de forámenes separados o a través de un único foramen. En algunos terópodos, el par de nervios craneanos VI penetran en la fosa pituitaria a través de forámenes que abren cerca del borde dorsal del *dorsum sellae*.

**Eminencia medular:** Cresta medial longitudinal que se desarrolla sobre el piso de la fosa medular, formada por la superficie anterodorsal del basioccipital. Es una cresta corta y baja, de pocos mm de altura. Se proyecta probablemente en fisura medial (*median crevice*) de la medula oblongata.

**Eminencia vestibular:** Proyección de la pared medial de la cápsula ótica (proótico, epiótico) hacia la cavidad endocraneana, en cuyo interior se encuentra el laberinto óseo del oído interno. La eminencia está delimitada posteriormente por la *fovea ganglii vagoglossofaryngealis* (salidas de los nervios craneanos IX-XI) y anteriormente por los forámenes craneanos V y VII. El receso flocular abre sobre la cara anterior de la eminencia vestibular.

**Encéfalo:** unidad neuroanatómica de los craneados que incluye aquellos órganos el Sistema Nervioso Central alojados en la cavidad del neurocráneo.



**Endocráneo**, *endocranium*: cavidad endocraneana. Cavidad ocupada por el encéfalo y otros tejidos blandos (e.g. senos venosos, líquidos). Excepto en los terópodos filogenéticamente más cercanos a las aves, en la mayoría de los terópodos no avianos la cavidad endocraneana no refleja la morfología exacta del encéfalo, ya que este no rellenaba totalmente la cavidad.

**Esfenetmoides**: Elemento óseo en forma de U o de anillo, adosado ventralmente al frontal, que cierra el sector anterior de la cavidad del tracto olfatorio y los bulbos olfatorios. Se localiza por delante del orbitoesfenoides o en algunos casos del septoesfenoides. El esfenetmoides está firmemente fusionado al mesetmoides, que forma el septo internasal medial que separa ambas cavidades de los bulbos olfatorios.

**Exoccipital**: Elemento par de la región occipital del basicráneo. Forma los márgenes laterales del foramen mágnum y participa laterodorsalmente en la formación del cóndilo occipital. Contacta ventralmente con el basioccipital, dorsalmente con el supraoccipital y lateralmente con el opistótico (al que está firmemente fusionado).

**Fenestra rotunda**: ver fenestra pseudorotunda

**Fenestra pseudorotunda**: foramen en el opistótico, cerrado en vida del animal por una membrana timpánica secundaria, la cual actúa como una ventana de liberación de presión del oído interno. Mientras que la ventana oval se orienta lateralmente, la fenestra pseudorotunda lo hace anteriormente. En los terópodos la ventana pseudorotunda no se observa en vista lateral ya que comunica con la pared anterior del canal del foramen metótico. El término “fenestra rotunda” se aplica solo a los mamíferos y como la fenestra reptiliana y la mamaliana no son homólogas, el término fenestra pseudorotunda es el más correcto en la descripción de dinosaurios.

**Fenestra posttemporal**: En *Archaeopteryx* y en terópodos no avianos la fenestra posttemporal esta localizada generalmente en la unión del complejo exoccipital-opistótico con el escamoso y el parietal. Alberga a la arteria occipital (Walter 1985). En un caimán actual, la fenestra posttemporal está delimitada entre el supraoccipital, exoccipital-opistótico y escamoso.

**Fenestra hipofiseal (fenestra pituitaria):** Abertura embrionaria entre la placa etmoidal y la barra acrocordal del condrocráneo que sirve para el paso de la hipófisis y las carótidas internas. En el osteocráneo, esta abertura corresponde al **foramen infundibular**, por el cual la cavidad de la fosa pituitaria comunica dorsalmente con la cavidad endocraneana, permitiendo el paso del tallo o *vástago infundibular* (*infundibular stem*) que conectaba el hipotálamo con la glándula pituitaria.

**Fenestra hipofisiaria anterior:** Abertura en la pared anterior de la fosa pituitaria (cuando esta está osificada) a través de la cual la cavidad de la fosa pituitaria comunica anteriormente con el exterior del neurocráneo. En algunos casos esta fenestra tiene bordes bien delimitados y esto depende del grado de osificación que presente el sector anteroventral del neurocráneo.

**Fisura metótica (metotic fissure):** En el condrocráneo, espacio entre la cápsula ótica y los arcos que se desarrollaran en los huesos occipitales, por la que atraviesan los nervios IX-XI (nervios vago y glosofaríngeo) y vena yugular interna. Esta fisura puede persistir indivisa en el osteocráneo (**foramen metótico**) o puede dividirse en dos aberturas durante la ontogenia (como en escamados y arcosaurios actuales, Gower y Weber, 1998). La abertura anterior que resulta de la división de la fisura metótica ha recibido el nombre de **fenestra pseudorotunda** (*foramen lacerticum*), mientras que la abertura posterior comúnmente se denomina **foramen vago** o **foramen yugular**. Los nervios craneanos IX-XI y la vena yugular interna, pasan a través del foramen metótico. En reptiles recientes con fisura metótica subdividida, el nervio craneano X y la vena yugular pasan a través del foramen vago/yugular, mientras que el nervio craneano IX varía pasando a través de la misma abertura, una abertura propia o a través de la abertura anterior (pseudorotunda).

**Forámen metótico:** Foramen localizado lateralmente al cuello del cóndilo occipital y foramen craneano XII, delimitado entre el exoccipital y la rama ventral del opistótico. A través de este foramen, pasan los nervios IX-XI y vena yugular interna cuando la fisura metótica del condrocráneo persiste como una abertura indivisa en el osteocráneo, con excepciones.

**Foramen infundibular:** Abertura en el piso de la fosa medular, por delante del *dorsum sellae*, que comunica la cavidad endocraneana dorsalmente con la fosa pituitaria ventralmente. Esta abertura permitía el paso del tallo o *vástago* infundibular (*infundibular stem*) que conectaba el hipotálamo con la glándula pituitaria (ver fenestra hipofiseal).

**Foramen yugular:** Foramen metótico.

**Foramen lacerum:** Foramen metótico.

**Foramen magno** (*foramen occipitale magnum*): Es la abertura en la base del neurocráneo a través de la cual pasa la espina dorsal y sus meninges. Los márgenes del foramen magno está generalmente limitada por los huesos supraoccipital, exoccipitales y basioccipital.

**Foramen n. maxillomandibularis (V<sub>2,3</sub>):** foramen entre el proótico y el lateroesfenoides que transmite la rama maxilar y mandibular del nervio Trigémino cuando la rama oftálmica está separada

**Foramen n. ophtalmici (V<sub>1</sub>).** Este foramen está presente cuando la rama oftálmica del nervio trigémino (V<sub>1</sub>) se separa de las ramas maxilar y mandibular (V<sub>2,3</sub>). Generalmente el foramen V<sub>2,3</sub> se localiza entre el proótico y el lateroesfenoides, mientras que el foramen V<sub>1</sub> se localiza en el lateroesfenoides.

**Foramen craneano II (Foramen opticum).** Los márgenes de este foramen están delimitados por el orbitoesfenoides. Puede tratarse de un par de forámenes separados o estar fusionados en un único foramen.

**Fosa auricular o flocular:** ver receso flocular.

**Fosa hipofisiaria:** fosa pituitaria

**Fosa mesencefálica:** sector de la cavidad endocraneana que aloja el diencéfalo y el quiasma óptico medialmente y el *tectum mesencefali* en ambos lados. La fosa no es homóloga de la fosa craneal media de los mamíferos.

**Fosa medular:** Parte inferior de la cavidad endocraneana que va desde el forámen magno hasta el *dorsum sellae*.

**Fosa parabasal (fossa parabasalis/ Fossa jugularis):** Depresión en la base del basicráneo, interna al margen ventral de la cavidad del oído medio. Forámenes para los nervios craneanos VII, IX, X, la carótida cerebral y las arterias oftálmicas externas abren en esta fosa (*Nomina Anatomica Avium*, 1979).

**Fosa pituitaria:** Cavidad excavada en el piso de la cavidad endocraneana (basiesfenoides), por delante del *dorsum sellae*, que aloja la glándula pituitaria o hipófisis y otros tejidos (senos venosos y arteriales). El *dorsum sellae* conforma la pared posterior de la fosa. El *infundibulum* ocupa la mitad proximal de la fosa y el cuerpo pituitario una pequeña parte de la mitad distal. El espacio remanente es ocupado por la carótida interna y senos venosos (Hopson 1979).

**Fosa tectal:** Sector de la cavidad endocraneana por delante del nivel del *dorsum sellae*, la cual rodea los lóbulos ópticos del encéfalo.

**Fosa supratemporal y fenestra supratemporal:** Como fosa se entiende a aquel hundimiento que se forma de cada lado del techo craneano en la región temporal, afectando al parietal y parte posterior del frontal. Allí se insertan los músculos relacionados con la masticación. La **fenestra supratemporal** es una abertura que surge por la aparición del puente óseo formado por el postorbital y el escamoso a través de la cual pasan los músculos ya mencionados.

**Fovea ganglii vagoglossopharyngealis.** En el endocráneo, es una depresión alargada que se localiza en el contacto entre el exoccipital y el opistótico, en el piso de la fosa medular, justo por delante de la eminencia vestibular. Esta cavidad aloja la raíz proximal combinada (ganglio) de los nervios craneanos IX-XI (con algunas

excepciones). Forámenes separados para cada nervio se encuentran en el fondo de la *fovea*, que llevan a la **fosa parabasal** en la cara externa del basicráneo.

**Frontal:** Elemento par del techo craneano. Contacta posteriormente con el parietal, anteriormente con nasal y lateralmente con lagrimal y postorbital.

**Hueso neumático:** Hueso invadido por sacos aéreos. Ver *cavidades neumáticas*

***Incisura mediana condyli.*** Muesca medial, usualmente presente en el dorso del cóndilo occipital. La punta del proceso odontoides del axis se monta en la incisura durante la dorsiflexión de la unión atlanto-occipital.

**Laberinto óseo:** Canales en el interior de la cápsula ótica dejados por los tejidos blandos del laberinto del oído interno. El laberinto está conformado por tres canales semicirculares. Los canales anterior y posterior son verticales y están unidos por un tronco o cruz común, mientras que el canal lateral es horizontal y perpendicular a los otros dos. El laberinto del oído interno es el órgano sensorial que informa al cerebro sobre su orientación y aceleración en un campo gravitacional.

**Lagena:** parte inferior del oído interno. Se ubica ventral al laberinto y el vestíbulo. En los dinosaurios la lagena es sencilla y de forma cónica. El término cóclea es utilizado con frecuencia, si bien corresponde a lagena en forma de espiral propia del oído interno de los mamíferos.

**Lámina basituberal:** lámina de hueso que une transversalmente ambos tubérculos basales entre sí. Formada generalmente por el basiesfenoides.

**Lámina basipterigoidea:** Lámina o puente óseo que une transversalmente ambos procesos basipterigoideos entre sí. Formada por el basiesfenoides.

**Lateroesfenoides:** Elemento de la pared lateral del neurocráneo. Contacta anteriormente con el orbitoesfenoides, ventralmente con el basiesfenoides, posteriormente con el proótico y dorsalmente con el frontal.

**Metotic strut:** ver *crista tuberalis*.

### **Nervios craneanos (forámenes)**

**Foramen craneano I:** Nervio Olfatorio. Foramen delimitado por el esfenetmoides-mesetmoides en neurocráneos con elementos etmoidales osificados. Cuando estos elementos no osifican, la abertura delimitada entre el orbitoesfenoides y el frontal se reconoce como Foramen craneano I, y corresponde a la abertura a través de la cual pasa el tracto olfatorio.

**Foramen craneano II:** Nervio Óptico. Foramen totalmente incluido en el orbitoesfenoides.

**Foramen craneano III:** Nervio Motor ocular común. Foramen delimitado anteriormente por el orbitoesfenoides y posteriormente por el lateroesfenoides. Generalmente de mayor diámetro que el foramen craneano IV.

**Foramen craneano IV:** Nervio Troclear. Foramen generalmente delimitado anteriormente por el orbitoesfenoides y posteriormente por el lateroesfenoides.

**Foramen craneano V:** Nervio Trigémino. Foramen generalmente delimitado anteriormente por el lateroesfenoides y posteriormente por el proótico. Las tres ramas del nervio (oftálmica, maxilar y mandibular) salen juntas cuando hay un único foramen. Cuando hay dos forámenes para el nervio Trigémino, uno corresponde a la rama oftálmica ( $V_1$ ), y el otro al foramen maxilomandibular ( $V_{2,3}$ ). En este último caso el foramen  $V_1$  suele estar incluido en el lateroesfenoides.

**Foramen craneano VI:** Nervio Abducens. Foramen en la cara lateral del Basiesfenoides cuando el nervio no atraviesa la fosa pituitaria.

**Foramen craneano VII:** Nervio Facial. Foramen incluido en el proótico. Se localiza por detrás del foramen craneano V.

**Foramen craneano VIII:** Nervio Auditivo. Foramen/es de pequeño diámetro en la cara medial del proótico, en el endocraneo.

**Foramen craneano IX:** Nervio Glossofaríngeo. Este nervio generalmente abandona el neurocráneo junto con los nervios X, XI y vena yugular interna a través del foramen metótico. En algunos terópodos, si bien el nervio abandona la cavidad endocraneana junto con los nervios mencionados, sale al exterior a través de un foramen separado, localizado en la cara lateral del neurocráneo, en cercanías del receso columelar. (ver foramen metótico).

**Foramen craneano X: Nervio Vago.** Este nervio, generalmente abandona el neurocráneo junto con los nervios IX, XI y vena yugular interna a través del foramen metótico. (ver foramen metótico).

**Foramen craneano XI: Nervio Espinal.** Este nervio, generalmente abandona el neurocráneo junto con los nervios IX, X y vena yugular interna a través del foramen metótico. En algunos terópodos, si bien abandona el neurocráneo a través del mencionado foramen, el nervio XI abandona la cavidad endocraneana a través de un foramen separado del que usan los nervios IX y X (e.g. *Giganotosaurus*). (ver foramen metótico).

**Foramen craneano XII: Nervio Hipogloso.** Las ramas de este nervio atraviesan el exoccipital a través de un número de forámenes que varía de 1-3 en los terópodos.

**Neurocráneo:** la estructura que comprende todos los elementos óseos que rodean y protegen el encéfalo y órganos de los sentidos, independientemente de su origen embrionario. Es una estructura compleja, cuyo piso y paredes laterales están formados por numerosos elementos óseos condrales (exoccipitales, supraoccipital, basioccipital, basiesfenoides, lateroesfenoides, orbitoesfenoides, proótico, opistótico, epiótico, y elementos etmoidales) y uno dérmico (paraesfenoides), mientras que el techo está formado por dos elementos de origen dérmico (parietales y frontales). El piso de la cavidad endocraneana o la base del neurocráneo se denomina basicráneo.

**Parabasiesfenoides:** ver complejo paraesfenoides-basiesfenoides.

***Paracondylar pocket:*** ver bolsillo paracondilar.

**Parietal:** Elemento par de origen dérmico que forma el sector posterior del techo del neurocráneo (generalmente fusionados formando un elemento único).

***Preotic pendant:*** ver cresta preótica.

**Proceso cultriforme:** Delicado proceso medial, en forma de espada, que se prolonga anteriormente desde la parte anterior y ventral del basicráneo. La base del proceso está formada por el basiesfenoides, mientras que el cuerpo de la estructura está

formado por el paraesfenoides. Dorsalmente, el proceso cultriforme soporta el septo interorbitario, a la vez que lateralmente se relaciona con los huesos pterigoides y palatinos. Al no haber suturas evidentes entre los elementos que lo componen (ya sea basiesfenoides, paraesfenoides o presfenoides, el término *proceso cultriforme* es el mas adecuado ya que no hace referencia a la composición ósea del mismo.

**Procesos basipterigoideos:** Par de procesos que se proyectan ventralmente desde el basicráneo (basiesfenoides), a ambos lados del proceso cultriforme, para la articulación con el hueso pterigoides.

**Proceso paraoccipital:** Proceso formado por el complejo exoccipital-opistótico, si bien la mayor parte del cuerpo de la estructura está compuesto por este último elemento. Ambos procesos paraoccipitales se proyectan posterolateralmente desde la región occipital del neurocráneo. Provee una superficie de inserción para los músculos relacionados con los movimientos laterales de la cabeza (Snively, 2006).

**Proceso postorbital del lateroesfenoides:** Formado por el lateroesfenoides. En los terópodos se proyecta lateral y transversalmente desde la pared del neurocráneo, justo por debajo del contacto con el frontal. Por detrás del proceso postorbital se desarrolla la fosa supratemporal.

**Proceso postorbital del frontal:** Superficie lateral de articulación del frontal con el hueso postorbital. Puede estar proyectada lateralmente diferenciándose en forma marcada del margen del frontal o no. La superficie de contacto ofrecida para el hueso postorbital también varía en forma y tamaño en los diferentes taxones.

**Proótico:** Elemento que forma parte de la pared lateral del neurocráneo. Forma la superficie anterior y dorsal de la cápsula ótica. Estrechamente relacionado con el opistótico, otro elemento de la cápsula ótica.

**Receso basiesfenoidal:** Cavity neumática, excavada ventralmente en el cuerpo del basiesfenoides. El receso está delimitado posteriormente por la lámina que une ambos tubérculos basales (lámina basituberal = *basituberal web*) y anteriormente por



la lámina de hueso que une ambos procesos basipterigoideos (lámina basipterigoidea), mientras que las paredes laterales están formadas por el basiesfenoides (*crista ventrolateralis*). El receso puede portar a su vez forámenes neumáticos, que comunican con sendas cavidades parasagitales en el interior del basicráneo. Cavity de origen faríngeo, posiblemente homóloga del sistema de Eustaquio medio (Witmer, 1997).

**Receso basipterigoideo:** Receso neumático en la cara lateral de la base del proceso basipterigoideo. Cuando está bien desarrollado, consiste en una abertura de bordes irregulares que comunica internamente con una cavidad neumática del basiesfenoides que no contacta con su contraparte. Aparentemente este receso se cierra en el estado adulto (ver Capítulo 5).

**Receso columelar:** Abertura en la pared lateral del neurocráneo, delimitada entre el proótico y el opistótico (en algunos casos también por el basiesfenoides), a través de la cual pasa la *columnilla auris (stapes)* para tomar contacto con la ventana oval, más internamente en el neurocráneo. Generalmente, en la literatura, esta abertura se señala como la “ventana oval” en las ilustraciones, y aunque estrictamente no corresponde a esa abertura propiamente dicha misma, el término es más popular. Si bien **receso estapedial** es un término más adecuado que ventana oval, el *stapes* corresponde al estribo del oído medio de los mamíferos, por lo cual **receso columelar** es aún más adecuado en el estudio de los terópodos.

**Receso estapedial:** ver receso columelar.

**Receso flocular:** En el endocráneo, receso que se desarrolla en todos los terópodos sobre la cara anterior de la eminencia vestibular, extendiéndose hacia el canal semicircular anterior pero sin tomar contacto con este. Esta cavidad alojaba el lóbulo flocular o *floculus* del cerebelo. El tamaño relativo del receso flocular tiene significancia taxonómica, diferenciándose en los maniraptores, que presentan un receso flocular proporcionalmente mucho mayor que el resto de los terópodos no avianos. De todos los sinónimos, *fosa subarcuata* es el menos apropiado ya que en mamíferos esta fosa tiene otra función.

**Receso paracondilar:** Cavity o recesso neumático que se desarrolla lateral al cóndilo occipital en algunos terópodos. Está delimitado entre el basioccipital, opistótico y exoccipital de cada lado.

**Receso subcondilar:** Receso, cavity, surco o foramen neumático ubicado posteriormente en el basicráneo, entre los tubérculos basales y ventralmente al cóndilo occipital.

**Receso subselar:** Receso neumático medial, localizado ventralmente en la base del proceso cultriforme, justo por delante de los procesos basipterigoideos. Cuando este recesso y el recesso basiesfenoidal están presentes, quedan separados entre sí por la lámina basipterigoidea, que une los procesos basipterigoideos.

**Receso subótico:** ver recesso timpánico lateral

**Receso proótico:** ver recesso timpánico lateral.

**Recesos timpánicos:** Estos recesos neumáticos se observan en la cara lateral del neurocráneo y tienen su origen a partir de los divertículos aéreos del oído medio (Witmer, 1997). Según este autor se reconocen tres tipos de recesos timpánicos:

**Receso timpánico lateral** (rostral): Excavado sobre la cara lateral del Basiesfenoides, se ubica justo por detrás de la cresta preótica en el área donde está el foramen de la carótida interna. Es una fosa neumática ubicada ventralmente al recesso columelar. Puede ser solo una pequeña depresión o ser una cavity compleja, subdividida en cámaras. En algunos terópodos se reconocen dos tipos: el **receso proótico**, ubicado justo por detrás y ventral al foramen VII, y el **receso subótico**, ubicado ventralmente al recesso proótico.

**Receso timpánico caudal** (posterior): Espacio neumático en la cara anterior del proceso paraoccipital, delimitado entre el proótico y el opistótico, que se desarrolla en algunos tetanuros por detrás del recesso columelar.

**Silla turca:** Fosa pituitaria

**Septo interorbitario:** Placa vertical sagital entre las órbitas, dorsal al paraesfenoides y ventral al esfenetmoides. En la mayoría de los terópodos no se preserva debido probablemente a que se mantiene en estado cartilaginoso durante toda la vida del animal, siendo esto lo más común. En los terópodos, el septo interorbitario osificado se conoce para neoceratosauros y carcharodontosáuridos.

**Septosfenoides:** Elemento etmoidal localizado ventralmente al frontal, posteriormente al esfenetmoides y anterior al orbitoesfenoides, que cierra ventralmente el sector posterior de la cavidad del tracto olfatorio. Se conoce solo para *Acrocanthosaurus* y con dudas en *Eusterptospondylus* (Welles y Langston, sin pub.; Welles y Powell, sin pub.)

**Surco columelar/estapedial:** En la cara lateral del neurocráneo, surco marcado sobre el opistótico en la pared medial del receso columelar que marca la posición de la columela.

**Tubérculo basal:** Los tubérculos basales son un par de proyecciones ventrales al cóndilo occipital formados generalmente tanto por el basioccipital (posteriormente) como por el basiesfenoides (anteriormente). Los tubérculos pueden estar claramente separados entre sí, o estar completamente fusionados formando una placa ósea, generalmente cuadrangular en vista posterior (e.g. abelisáuridos). Ofrecen una superficie de inserción para algunos de los músculos cervicales que participan en los movimientos de dorsiflexión de la cabeza, principalmente el músculo *rectus capitis dorsalis* (Snively, 2006).

**Vena cerebral *capitis dorsalis*:** El foramen de esta vena se observa en vista occipital del neurocráneo, lateralmente al supraoccipital y delimitado entre este y el parietal. Comunica con un canal que desemboca endocranealmente en el sector más dorsal de la cavidad endocraneana, ocupado por un seno venoso sagital.

**Vena cerebral medial:** El foramen de esta vena se encuentra sobre la cara lateral del neurocráneo, en el lateroesfenoides, cerca del contacto entre este elemento y el

frontal. Cuando el foramen no está presente, la vena abandona la cavidad endocraneana a través del foramen craneano V (Rauhut, 2003).

**Vena pituitaria:** El foramen de esta vena se observa en algunos terópodos sobre la pared lateral de la fosa pituitaria. En ausencia de foramen, probablemente las venas pituitarias abandonan la fosa a través del foramen pituitario anterior.

**Ventana interorbitaria:** Fenestra desarrollada en el septo interorbitario.

**Ventana oval:** Es la abertura en el proótico que comunica la cavidad del oído medio (receso columelar) con el vestíbulo del oído interno. La abertura está ocupada por el pie de la columela, que transmite las vibraciones desde la membrana timpánica a la membrana de la ventana oval. (ver receso columelar).

**Vestíbulo del oído interno:** Se aplica a la cavidad mayor del oído interno, que se ubica ventral a los canales semicirculares y dorsal a la lagena. La ventana oval y la fenestra pseudorotunda se localizan en el oído interno al nivel del vestíbulo.

Tabla de sinónimos

<b>Término en castellano utilizado en el texto</b>	<b>Término en inglés y/o sinónimos</b>	<b>Cita bibliográfica</b>
<b>ala posterolateral del parietal</b>	<i>parietal alae</i> <i>parietal spur</i>	Osborn, 1912
<b>complejo exoccipital- opistótico</b>	<i>otoccipital</i>	Sues <i>et al.</i> , 2002 Sampson y Witmer, 2007
<b>complejo paraesfenoides- basiesfenoides</b>	<i>parabasisphenoid</i>	Gower y Weber, 1998
<b>cresta nugal</b>	<i>nugal crest</i> <i>transversal crest</i> <i>transversal parietal crest</i>	Elzanowski y Galton, 1991 Charing and Milner, 1997 Welles, 1984
<b>cresta otosfenoidal</b>	<i>otosphenoidal crest</i>	Norell y Makovicky, 2002 Currie, 1985 Currie y Zhao, 1993ayb
<b>cresta preotica</b>	<i>ala basisphenoidalis</i>  crista prootica  <i>preotic pendant</i>  <i>aliform process</i>	Chure and Madsen, 1998 Rauhut, 2004  Madsen y Welles 2000 Chure y Madsen 1998 Brochu, 2003  Welles, 1996 Coria y Currie, 2002 Maden y Welles 2000  Allain, 2002
<b>crista tuberalis</b>	..... <i>metotic strut</i> <i>ventral ramus of opisthotic opisthotic buttress</i>  crista metotica  <i>metotic process</i>	Sampson y Witmer 2007  Currie, 1997a  Gower y Weber, 1998  Rauhut, 2004  Wellman, 1995 Gower y Weber, 1998

<b>Término en castellano utilizado en el texto</b>	<b>Término en inglés y/o sinónimos</b>	<b>Cita bibliográfica</b>
<b>eminencia medular</b>	<i>eminentia medullaris</i>  “median ridge on the floor of medular fosa”	Huene 1908 Madsen y Welles, 2000  Elzanowsky y Galton, 1991
<b>eminencia vestibular</b>	<i>eminentia vestibularis</i>  <i>vestibular eminence</i>  <i>vestibular pyramid</i>	Elzanowsky y Galton, 1991  Currie y Zhao, 1993b  Makovicky y Norell, 1998
<b>fenestra/ventana oval</b>	<i>fenestra vestibuli</i>  <i>fenestra ovalis/ vestibularis</i>  <i>vestibular foramen</i>	NAA , 1993  Currie, 1993  Madsen y Welles, 2000
<b>fenestra pseudorotunda</b>	<i>fenestra pseudorotunda</i>  <i>fenestra chlocae</i>  <i>fenestra rotunda*</i>	Gower y Weeber, 1998
<b>fenestra pituitaria / hipofiseal</b>	<i>hypophyseal fenestra</i>	Tidwell y Carpenter, 2003
<b>foramen metótico (fenestra metótica)</b>	<i>metotic fissure</i>  foramen yugular  <i>foramen vagi</i>  <i>foramen lacerum</i>	Madsen y Welles, 2000 Gower y Weber, 1998  NAA, 1993  Huene, 1907
<b>foramen V<sub>1</sub></b>	<i>foramen n. ophtalmici</i> <i>foramen rami profundi V</i>	NAA, 1993
<b>fosa medular</b>	<i>medullar fossa</i> <i>fossa medullae oblongatae</i>	NAA , 1993
<b>fosa mesencefálica</b>	<i>fossa mesencephalica</i> <i>fossa cranii media</i> <i>middle cranial fossa*</i>	NAA, 1979 Currie y Zhao, 1993a

<b>Término en castellano utilizado en el texto</b>	<b>Término en inglés y/o sinónimos</b>	<b>Cita bibliográfica</b>
<b>fosa parabasal</b>	<i>fossa parabasalis</i> <i>fossa jugularis</i>	NAA, 1993
<b>fosa pituitaria</b>	<i>pituitary fossa</i> <i>(fossa hypophysialis)</i>  <i>sella turcica/silla turca</i>  <i>hypophyseal (pituitary) fossa</i>  <i>hypophysis pit</i>	Romer, 1956 Elzanowski y Galton, 1991 Hopson, 1979  Welles, 1984  Gower y Weber, 1998  Huene, 1914
<b>fosa tectal</b>	<i>tectal fossa</i>  <i>fossa tecti mesencephali</i>	Currie y Zhao, 1993a  Elzanowski y Galton, 1991
<b>lagna</b>	cóclea*	
<b>lámina basituberal</b>	<i>basituberal web</i>	Bakker <i>et al.</i> , 1988
<b>lateroesfenoides</b>	pleurosfenoides alisfenoides*	Huene, 1908,1911
<b>neurocráneo</b>	<i>braincase</i> <i>neurocranium</i> <i>cranium</i>  caja craneana/ cerebral	
<b>proceso cultriforme</b>	<i>cultriform process</i>  <i>rostromparasphenoid</i>  <i>basisphenoidal rostrum</i>  <i>rostrum parasphenoidale</i> <i>lamina parasphenoidalis</i> <i>presphenoidal rostrum</i> <i>sphenoidal rostrum</i>	Romer, 1956 Chatterjee, 1993 Welles, 1984 Gower y Senikov, 1996  Wellman, 1995  Madsen y Welles, 2000  NAA, 1993

	<i>parasphenoid rostrum</i>	Gow, 1990 Brochu, 2003
<b>Término en castellano utilizado en el texto</b>	<b>Término en inglés y/o sinónimos</b>	<b>Cita bibliográfica</b>
<b>proceso basipterigoideo</b>	<i>pro. basipterygoideus</i>  <i>basipterigoid process</i>   <i>basipterigoid process of basisphenoid</i>  <i>pterygoid apophyses</i>	NAA , 1993  Huene, 1914 Gower y Weber, 1998 Gow, 1990 Romer, 1956  Charig y Milner, 1997  Huene, 1907
<b>proceso paraoccipital</b>	<i>paraoccipital process</i>   ala postimpánica <i>proc. Occipitalis lateralis</i> <i>proc. Opisthoticus</i> <i>proc. Exoccipitalis</i>  <i>exoccipital process</i>	NAA , 1993 Charig y Milner, 1997 Gower y Weber, 1998  NAA, 1993   Huene, 1907
<b>proceso postorbital del lateroesfenoides</b>	proceso lateral, <i>Proc. postorbitalis</i> <i>Proc. postfrontalis</i>	NAA, 1993
<b>receso basiesfenoidal</b>	<i>basisphenoidal recess</i>  <i>basisphenoid sinus</i>   <i>sinus sphenoidien</i>  <i>basioccipital- basiesphenoid fossa</i>  <i>basicranial fontanelle</i>  <i>basisphenoidal depression</i>	Witmer, 1997 y otros  Huene, 1914 Russell, 1970 Madsen y Welles, 2000 Welles, 1984  Taquet y Welles, 1977  Gower y Weber, 1998  Coria y Currie, 2002a Currie y Zhao, 1993a



<b>Término en castellano utilizado en el texto</b>	<b>Término en inglés y/o sinónimos</b>	<b>Cita bibliográfica</b>
<b>receso columelar</b>	<i>external otic recess</i>  <i>stapedial fenestra*</i> <i>recessus stapedialis*</i> <i>recessus columellae</i> <i>columelar recess</i> “ventana oval”	Brochu, 2003 Witmer, 1997  Welles y Langston s/p  Sampson y Witmer, 2007  NAA, 1993  Witmer y Ridgely, en prensa  en numerosas ilustraciones
<b>receso /fosa flocular</b>	<i>auricular fossa</i> <i>auricular/flocular recess</i>   <i>fossa auriculae cerebelli</i>  <i>fovea hemispherii cerebellii</i>  <i>auriculate fossa*</i> <i>recessus interacusticus</i>	Elzanowski y Galton, 1991 Gower y Weber, 1998 Chatterjee, 1993 Gow, 1990  NAA, 1993 Currie y Zhao, 1993b  NAA, 1993  Madsen y Welles, 2000  Kursanov, 1976
<b>receso/bolsillo paracondilar</b>	<i>paracondylar pocket</i>	Witmer, 1997
<b>receso/bolsillo subcondilar</b>	<i>subcondilar pocket</i>	Witmer, 1997
<b>receso subselar</b>	<i>subsellar recess</i>  <i>fossa subsellaris</i>  <i>subsellar pit</i>	Witmer, 1997
<b>receso timpánico lateral</b>	<i>lateral timpanic recess</i>  <i>basisphenoidal recess</i>	Witmer, 1997  Huene, 1914 Russell, 1970 Madsen y Welles, 2000 Welles, 1984 Taquet y Welles, 1977

<b>Término en castellano utilizado en el texto</b>	<b>Término en inglés y/o sinónimos</b>	<b>Cita bibliográfica</b>
<b>receso timpánico caudal</b>	<i>caudal timpanic recess</i> <i>posterior timpanic recess</i>	Witmer, 1997 Norell <i>et al.</i> , 2001
<b>surco columelar</b>	<i>stapedial groove*</i>	
<b>tubérculo basal</b>	<i>basal tubera</i>  <i>tuberculum basilare</i>  <i>basioccipital tuber</i>  <i>tuberous processes</i>  <i>sphenocipital tubercles</i>  <i>basioccipital process</i>  <i>tubera basioccipitalia</i>  <i>mamillary process*</i>	NAA, 1993  Huene, 1907-8 /1914  Welles, 1984  Kursanov, 1985     Raath, 1985
<b>vena cerebral <i>capitis</i> dorsalis</b> (foramen)	<i>vena capitis dorsalis</i>  vena cerebral dorsal  <i>posterior canal of middle cerebral vein</i>	Kursanov, 1976
<b>vena cerebral medial</b> (foramen)	<i>mid-cerebral vein</i>  vena cerebral lateral  <i>vena cerebrealis media</i>  <i>anterior canal of middle cerebral vein</i>	Galton, 1985  Kursanov, 1976
<b>ventana interorbitaria</b>	<i>fonticulus interorbitalis</i>	Sampson y Witmer, 2007

\* Término utilizado en anatomía craneana de mamíferos, en algunos casos la estructura que denomina no es homóloga en su origen en reptiles o aves.

(NAA): *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium* (Baumel, J., King, A. S., Breazile, J. E., Evans, H. E. and Vanden Berge J. C., editors, second edition). Publications of the Nuttall Ornithological Club, n° 23, 1993, 779 pg.

# INDICE TABLAS Y FIGURAS

## TABLAS Y GRAFICOS

<b>2. Material y métodos</b>	<b>Pág.</b>
Tabla 2.1. Listado de taxones y materiales descritos o redescritos en esta Tesis	13
Tabla 2.2. Listado de taxones y especímenes consultados con fines comparativos	14
Tabla 2.3. Tabla de medidas del neurocráneo de los terópodos estudiados	43
 <b>4. Filogenia</b>	
Tabla 4.1. Discriminación de caracteres utilizados análisis filogenéticos previos	284
Tabla 4.2. Listado de los 29 taxones utilizados en el análisis filogenético	348
Tabla 4.3. Número de entradas faltantes para cada taxón de la matriz	350
Tabla 4.4. Número de entradas faltantes para cada taxón de la matriz	352
 Gráfico 4.1. Gráfico que muestra la distribución del carácter 11	291
Gráfico 4.2. Gráfico que indica la distribución del carácter 25	298
Gráfico 4.3. Gráfico que muestra la distribución del carácter 26	300
Gráfico 4.4. Gráfico que muestra la distribución del carácter 30	303
Gráfico 4.5. Gráfico que muestra la distribución del carácter 32	305
Gráfico 4.6. Gráfico que muestra la distribución del carácter 47	313
Gráfico 4.7. Gráfico que muestra la distribución del carácter 57	318
Gráfico 4.8. Gráfico que muestra la distribución del carácter 64	322
Gráfico 4.9. Gráfico que muestra la distribución del carácter 76	328
Gráfico 4.10. Gráfico que muestra la distribución del carácter 79.	329
Gráfico 4.11. Variación (ic) caracteres postcraneanos de Rauhut (2003) y Smith <i>et al.</i> , (2007a)	397
Gráfico 4.12. Porcentaje de celdas con entradas faltantes para cada carácter de la matriz	398
Gráfico 4.13. Número de pasos de los caracteres en la matriz de Smith <i>et al.</i> , 2007a	399
 <b>5. Discusión, síntesis y resultados</b>	
Tabla 5.1. Principales diferencias en el neurocráneo de los Saurischia	411
Tabla 5.2. Medidas del ancho del cóndilo occipital (CO) y del foramen magno (FM)	419

## FIGURAS

### 1. Introducción

Fig. 1.1. Cladograma simplificado de Dinosauria.	1
Fig. 1.2. Cladograma simplificado de Theropoda.	3
Fig. 1.3. Esquema craneo <i>Giganotosaurus</i> . Tamaño relativo y ubicación del neurocráneo	4

### 2. Material y métodos

Fig. 2.1. Medida ancho transversal nivel interorbitario. Techo craneano en vista dorsal.	23
Fig. 2.2. Medida largo del frontal. Techo craneano en vista dorsal.	23
Fig. 2.3. Medida profundidad del proceso paroccipital y rama ventral del opistótico.	24
Fig. 2.4. Medición cara ventral del basiesfenoides. Basicráneo en vista ventral.	25
Fig. 2.5. Ángulo occipitofrontal. Neurocráneo, corte longitudinal sagital.	25
Fig. 2.6. <i>Acrocanthosaurus</i> (OMNH 10146). Neurocráneo en vista lateral derecha	31
Fig. 2.7. <i>Gorgosaurus</i> sp. y <i>Albertosaurus</i> sp. Neurocráneos en vista lateral izquierda.	32
Fig. 2. 8. <i>Tyrannosaurus</i> sp. (BHI 3033) y <i>Gorgosaurus</i> sp. (ICM 2001.891), neurocráneo.	33
Fig. 2.9. <i>Tyrannosaurus rex</i> (TMP 81.09.01), frontales y parietales.	34
Fig. 2.10. <i>Allosaurus fragilis</i> (UUVF 5961). Neurocráneo.	35
Fig. 2.11. <i>Carcharodontosaurus saharicus</i> (SGM-Din 1). Neurocráneo.	36
Fig. 2.12. <i>Ceratosaurus nasicornis</i> (MWC 1). Neurocráneo.	36
Fig. 2.13. <i>Majungasaurus crenatissimus</i> (FMNH-PR 2100). Neurocráneo.	37
Fig. 2.14. <i>Sinraptor dongi</i> (IVPP 10600). Neurocráneo.	37
Fig. 2.15. <i>Struthiomimus</i> sp. (TMP 90.26.01). Cráneo.	38
Fig. 2.16. Theropoda indet. MCF-PVPH 320. Frontal izquierdo.	38
Fig. 2.17. <i>Troodon</i> sp. (TMP 79.08.01) (TMP 82.19.23). Techo craneano y neurocráneo.	39
Fig. 2.18 <i>Troodon</i> sp. (TMP 1.14.89/ 86.36.457). Basicráneo. Neurocráneo.	40
Fig. 2.19. <i>Rhea americana</i> . Neurocráneo.	41
Fig. 2. 20. <i>Adeopapposaurus mognai</i> . (PVSJ 610) (PVSJ 568) Cráneo y basicráneo.	42

### 3. Neurocráneo de Theropoda. Descripciones

Fig. 3.1. Esquema simplificado de la caja craneana (modificado de Gavrilov, 1959)	47
Fig. 3.2. Neurocráneo hipotético en vista lateral derecha, posterior, dorsal y ventral	50
Fig. 3.3. Neurocráneo hipotético. Recesos neumáticos en vista lateral, posterior y ventral	54
Fig. 3.4. Corte sagital del neurocráneo. Morfología de la cavidad endocranena	65
Fig. 3.5. Esquema. Relación del frontal con los elementos etmoidales osificados	67

Fig. 3.6. Cladograma simplificado de los terópodos argentinos en un contexto temporal	71
Fig. 3.7. <i>Herrerasaurus ischigualastensis</i> (PVSJ 407). Cráneo en vista lateral derecha	72
Fig. 3.8. <i>Herrerasaurus ischigualastensis</i> (PVSJ 407). Neurocráneo en vista dorsal.	74
Fig. 3.9. <i>Herrerasaurus ischigualastensis</i> (PVSJ 407). Techo craneano, barra sagital	75
Fig. 3.10. <i>Herrerasaurus ischigualastensis</i> (PVSJ 407). Neurocráneo en vista posterior.	78
Fig. 3.11. <i>Herrerasaurus ischigualastensis</i> (PVSJ 407). Detalle de los exoccipitales.	80
Fig. 3.12. <i>Herrerasaurus ischigualastensis</i> (PVSJ 407). Neurocráneo, vista posterodorsal.	81
Fig. 3.13. <i>Herrerasaurus ischigualastensis</i> (PVSJ 407). Basicráneo en vista ventral.	83
Fig. 3.14. <i>Herrerasaurus ischigualastensis</i> (PVSJ 407). Proceso postorbital del Lsf.	86
Fig. 3.15. <i>Zupaysaurus rougieri</i> (PULR 076). Cráneo en vista lateral, reconstrucción.	87
Fig. 3.16. <i>Zupaysaurus rougieri</i> (PULR 076). Dibujo neurocráneo en vista dorsal.	89
Fig. 3.17. <i>Zupaysaurus rougieri</i> (PULR 076). Dibujo neurocráneo en vista posterior.	90
Fig. 3.18. <i>Zupaysaurus rougieri</i> (PULR 076). Dibujo cráneo en vista lateral derecha.	91
Fig. 3.19. <i>Piatnitzkysaurus floresi</i> (PVL 4073). Frontal izquierdo.	95
Fig. 3.20. <i>Piatnitzkysaurus floresi</i> (PVL 4073). Neurocráneo parcial en vista dorsal	99
Fig. 3.21. <i>Piatnitzkysaurus floresi</i> (PVL 4073). Neurocráneo en vista posterior	100
Fig. 3.22. <i>Piatnitzkysaurus floresi</i> (PVL 4073). Cavidad endocraneana	102
Fig. 3.23. <i>Piatnitzkysaurus floresi</i> (PVL 4073). Neurocráneo en vista lateral izquierda.	103
Fig. 3.24. <i>Piatnitzkysaurus floresi</i> (PVL 4073). Neurocráneo en vista ventral.	106
Fig. 3.25. <i>Piatnitzkysaurus floresi</i> (PVL 4073). Detalle del receso timpánico lateral.	108
Fig. 3.26. <i>Piatnitzkysaurus floresi</i> (PVL 4073). Neurocráneo en vista anterior.	110
Fig. 3.27. <i>Piatnitzkysaurus floresi</i> (PVL 4073). Neurocráneo en vista anteroventral.	113
Fig. 3.28. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Neurocráneo en vista dorsal.	118
Fig. 3.29. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Esquema sutura frontoparietal	120
Fig. 3.30. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Tomografía. Corte coronal del frontal	122
Fig. 3.31. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Frontal en vista lateral derecha.	125
Fig. 3.32. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Frontal en vista ventral.	127
Fig. 3.33. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Ángulo occipitofrontal.	128
Fig. 3.34. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Neurocráneo en vista posterior.	130
Fig. 3.35. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Exoccipital. Forámenes craneanos XII.	132
Fig. 3.36. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Cavidad endocraneana	134
Fig. 3.37. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Neurocráneo en vista ventral.	136
Fig. 3.38. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Basicráneo. Tubérculo basal.	140
Fig. 3.39. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Basicráneo en vista ventral.	141
Fig. 3.40. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Tomografías. Receso basiesfenoidal	143
Fig. 3.41. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Tomografías. Receso basipterigoideo	145

Fig. 3.42. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Tomografías. Receso timpánico lateral.	147
Fig. 3.43. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Neurocráneo en vista ventrolateral der.	149
Fig. 3.44. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Tomografía. Fosa pituitaria	150
Fig. 3.45. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Basicráneo en vista antero-lateral der.	152
Fig. 3.46. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Tomografías. fosa pituitaria	154
Fig. 3.47. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Neurocráneo en vista lateral derecha.	156
Fig. 3.48. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Proótico en vista lateral derecha.	157
Fig. 3.49. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Tomografía. Laberinto óseo.	158
Fig. 3.50. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Esquema posición del oído interno.	159
Fig. 3.51. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Neurocráneo en vista anterior.	163
Fig. 3.52. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Neurocráneo y elementos etmoidales.	164
Fig. 3.53. Coelurosauria indet. MCF-PVPH 411. Elementos etmoidales osificados.	166
Fig. 3.54. <i>Giganotosaurus carolinii</i> (MUCPV-CH 1). Reconstrucción cráneo vista lat.	167
Fig. 3.55. <i>Giganotosaurus carolinii</i> (MUCPV-CH 1). Neurocráneo en vista dorsal.	169
Fig. 3.56. <i>Giganotosaurus carolinii</i> (MUCPV-CH 1). Neurocráneo en vista lateroventral	171
Fig. 3.57. <i>Giganotosaurus carolinii</i> (MUCPV-CH 1). Neurocráneo en vista posterior.	174
Fig. 3.58. <i>Giganotosaurus carolinii</i> (MUCPV-CH 1). Neurocráneo en vista posterior.	177
Fig. 3.59. <i>Giganotosaurus carolinii</i> (MUCPV-CH 1). Cuello del cóndilo occipital.	178
Fig. 3.60. <i>Giganotosaurus carolinii</i> (MUCPV-CH 1). Neurocráneo en vista anterior.	179
Fig. 3.61. <i>Giganotosaurus carolinii</i> (MUCPV-CH 1). Basicráneo en vista ventral.	182
Fig. 3.62. Tomografías de <i>carcharodontosaurus saharicus</i>	184
Fig. 3.63. <i>Giganotosaurus carolinii</i> (MUCPV-CH 1). Basiesfenoides.	187
Fig. 3.64. <i>Giganotosaurus carolinii</i> (MUCPV-CH 1). Basiesfenoides en vista anterior.	188
Fig. 3.65. <i>Giganotosaurus carolinii</i> (MUCPV-CH 1). Neurocráneo en vista ventral.	191
Fig. 3.66. <i>Giganotosaurus carolinii</i> (MUCPV-CH 1). Tomografía elementos etmoidales	193
Fig. 3.67. <i>Carnotaurus sastrei</i> (MACN-CH 894). Cráneo en vista lateral izquierda.	194
Fig. 3.68. <i>Carnotaurus sastrei</i> (MACN-CH 894). Cráneo en vista dorsal.	197
Fig. 3.69. <i>Carnotaurus sastrei</i> (MACN-CH 894). ‘cuerno’ del frontal en vista dorsal.	200
Fig. 3.70. <i>Carnotaurus sastrei</i> (MACN-CH 894). Neurocráneo en vista lateral izquierda.	2002
Fig. 3.71. <i>Carnotaurus sastrei</i> (MACN-CH 894). Neurocráneo en vista posterior.	206
Fig. 3.72. <i>C. sastrei</i> (MACN-CH 894). Proceso paraoccipital en vista posterior.	208
Fig. 3.73. <i>C. sastrei</i> (MACN-CH 894). Detalle del proceso paraoccipital en vista dorsal	209
Fig. 3.74. <i>Carnotaurus sastrei</i> (MACN-CH 894). Vista posteroventral del basicráneo.	214
Fig. 3.75. <i>C. sastrei</i> (MACN-CH 894). Proótico y laterosfenoides, septo interorbitario.	218
Fig. 3.76. <i>Abelisaurus comahuensis</i> (MPCA 11.098). Cráneo en vista lateral izquierda.	223
Fig. 3.77. <i>Abelisaurus comahuensis</i> (MPCA 11.098). Neurocráneo en vista dorsal.	225

Fig. 3.78. <i>Abelisaurus comahuensis</i> (MPCA 11.098). Protuberancia parietal, detalle.	227
Fig. 3.79. <i>Abelisaurus comahuensis</i> (MPCA 11.098). Neurocráneo en vista posterior.	228
Fig. 3.80. <i>A. comahuensis</i> (MPCA 11.098). Reconstrucción neurocráneo en vista post.	230
Fig. 3.81. <i>Abelisaurus comahuensis</i> (MPCA 11.098). Bóveda orbitaria izquierda.	231
Fig. 3.82. <i>Abelisaurus comahuensis</i> (MPCA 11.098). Exoccipital derecho, vista medial.	234
Fig. 3.83. <i>Abelisaurus comahuensis</i> (MPCA 11.098). Piso de la cavidad endocraneana.	235
Fig. 3.84. <i>A. comahuensis</i> (MPCA 11.098). Reconstrucción neurocráneo en vista lateral.	239
Fig. 3.85. <i>A. comahuensis</i> (MPCA 11.098). Sector posterior del neurocráneo, vista lat.	242
Fig. 3.86. Proótico, laterosfenoides y basiesfenoides en vista latearal izquierda.	243
Fig. 3.87. <i>Abelisaurus comahuensis</i> (MPCA 11.098). Neurocráneo en vista anterior.	245
Fig. 3.88. <i>A. comahuensis</i> (MPCA 11.098). Elementos etmoidales y septo interorbitario	247
Fig. 3.89. <i>A. comahuensis</i> (MPCA 11.098). Elementos etmoidales. Tomografía frontal.	248
Fig. 3.90. <i>Aucasaurus garridoi</i> (MCF-PVPH 236). Reconstrucción cráneo, vista lateral.	249
Fig. 3.91. <i>Aucasaurus garridoi</i> (MCF-PVPH 236). Neurocráneo en vista dorsal.	251
Fig. 3.92. <i>Aucasaurus garridoi</i> (MCF-PVPH 236). Neurocráneo en vista dorsal.	253
Fig. 3.93. <i>Aucasaurus garridoi</i> (MCF-PVPH 236). Neurocráneo en vista lateral derecha.	255
Fig. 3.94. <i>Aucasaurus garridoi</i> (MCF-PVPH 236). Neurocráneo en vista ventral	257
Fig. 3.95. <i>Aucasaurus garridoi</i> (MCF-PVPH 236). Frontal derecho en vista ventral	259
Fig. 3.96. <i>Aucasaurus garridoi</i> (MCF-PVPH 236). Cóndilo occipital y restos asociados	262
Fig. 3.97. <i>Ilokelesia</i> (MCF-PVPH 35) (A) y <i>Aucasaurus</i> (B). Cóndilo occipital	263
Fig. 3.98. <i>Aucasaurus garridoi</i> (MCF-PVPH 236). Fragmento de basiesfenoides	264
Fig. 3.99. <i>Aucasaurus garridoi</i> (MCF-PVPH 236). Proótico derecho.	267

#### 4. Filogenia

Fig. 4.1. Cladogramas simplificados. Posición filogenética de <i>Herrerasaurus</i> .	274
Fig. 4.2. Cladogramas simplificados. Posición filogenética de <i>Zupaysaurus</i> .	275
Fig. 4.3. Cladogramas simplificados. Posición filogenética de <i>Patnitzkysaurus</i> .	277
Fig. 4.4. Cladograma simplificado. Posición filogenética de los carcharodontosáuridos.	280
Fig. 4.5. Cladograma simplificado. Posición filogenética de los Abelisauroides	282
Fig. 4.6. Caracteres 4, 8, 19 y 60	287
Fig. 4.7. Carácter 7	288
Fig. 4.8 Caracteres 13 y 27	292
Fig. 4.9. Caracteres 22 y 23	296
Fig. 4.10. Carácter 24	297
Fig. 4.11. Carácter 25	298
Fig. 4.12. Carácter 26	299

Fig. 4.13 Neurocráneo hipotético mostrando los recesos neumáticos.	303
Fig. 4.14. Carácter 31 y 89	304
Fig. 4.15. Carácter 5, 33 y 70	308
Fig. 4.16. Carácter 43	311
Fig. 4.17. Carácter 57	317
Fig. 4.18. Carácter 58	319
Fig. 4.19. Carácter 113	330
Fig. 4.20. Carácter 85	332
Fig. 4.21. Caracteres 78, 87 y 88	334
Fig. 4.22. Árboles más parsimoniosos, obtenidos del análisis.	353
Fig. 4.23 Consenso estricto de los dos árboles obtenidos del análisis.	354
Fig. 4.24. Valores de soporte de <i>Bremer</i> (A) y <i>Bootstrap</i> (B).	355
Fig. 4.25 Consenso estricto. Los números indican los nodos.	356
Fig. 4.26. Árbol obtenido del análisis de espinosauroides y celurosaurios.	368
Fig. 4.27. Árbol más parsimonioso de los Tyrannosauridae, caracteres neurocraneanos.	369
Fig. 4.28. Cladograma simplificado de Currie (2003) Tyrannosauridae.	369
Fig. 4.29. Fragmento del consenso estricto Smith <i>et al.</i> , (2007a).	370
Fig. 4.30. Consenso estricto análisis sin caracteres del techo craneano.	372
Fig. 4.31. Consenso estricto del análisis de únicamente caracteres del techo craneano.	374
Fig. 4.32. Consenso estricto del análisis de 36 caracteres basicraneanos.	376
Fig. 4.33. Consenso estricto del análisis sin taxones sudamericanos.	378
Fig. 4.34. Cladograma Ceratosauria estudiados + <i>Zupaysaurus</i> .	380
Fig. 4.35. Cladograma taxones sudamericanos + <i>Piveteausaurus</i> .	381
Fig. 4.36. Cladograma taxones sudamericanos sin <i>Herrerasaurus</i> y <i>Piatnitzkysaurus</i> .	381
Fig. 4.37. Consenso estricto del análisis de los taxones sudamericanos + <i>Piveteausaurus</i> .	383
Fig. 4.38. Consenso estricto megalosáuridos y tiranosáuridos.	383
Fig. 4.39. Consenso estricto Rauhut (2003) antes y después de incluir neurocraneanos.	387
Fig. 4.40. Resolución de 9 nodos del consenso estricto de la matriz de Rauhut (2007).	388
Fig. 4.41. <i>Bootstrap</i> para el consenso estricto de la matriz de Rauhut (2003).	389
Fig. 4.42. Consenso estricto de la matriz de Rauhut (2003), <i>compare groups</i> .	390
Fig. 4.43. Consenso estricto Smith <i>et al.</i> (2007a) con/sin caracteres neurocraneanos.	392
Fig. 4. 44. <i>Bootstrap</i> para el consenso estricto de la matriz de Smith <i>et al.</i> , (2007a).	393
Fig. 4.45. Consenso estricto matriz de Smith <i>et al.</i> , (2007), <i>compare groups</i> .	395
Fig. 4.46. Distribución del carácter 4	400
Fig. 4.47. Distribución del carácter 26	401
Fig. 4.48. Cladograma que muestra la distribución del carácter 53	402



Fig. 4.49. Cladograma que muestra la distribución del carácter 93	403
Fig. 4.50. Cladograma que muestra la distribución del carácter 111	404

## 5. Discusión, síntesis y resultados

Fig. 5.1. Recta de regresión ancho foramen magno /cóndilo occipital de Theropoda.	418
Fig. 5.2 Cladograma mostrando la distribución del carácter 22	426
Fig. 5.3. Cladograma mostrando la distribución del carácter 10	427
Fig. 5.4. Región etmoidal, comparación entre varios taxones	433
Fig. 5.5. Esquema del sector posteroventral del neurocráneo en diversos dinosaurios.	438
Fig. 5.6. <i>Sinraptor</i> y <i>Daspletosaurus</i> sp., receso timpánico caudal	442
Fig. 5.7. <i>Tyrannosaurus rex</i> (LACM 150167). Neurocráneo	453
Fig. 5. 8. <i>Aucasaurus</i> y <i>Dapletosaurus</i> sp. (TMP 2001.36.01), receso flocular	460